

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



TESIS DOCTORAL

**Anatomía evolutiva del brazo y el antebrazo en los
homininos**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTORA

PRESENTADA POR

Laura Pérez Criado

DIRECTOR

Antonio Rosas González

Madrid, 2018

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



TESIS DOCTORAL

**ANATOMÍA EVOLUTIVA DEL BRAZO Y EL
ANTEBRAZO EN LOS HOMININOS**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Laura Pérez Criado

Bajo la dirección del doctor

Antonio Rosas González

Madrid, 2017



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

ANATOMÍA EVOLUTIVA DEL BRAZO Y EL ANTEBRAZO EN LOS HOMININOS

Memoria presentada por la Licenciada Laura Pérez Criado para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas, bajo la dirección del Doctor Antonio Rosas González, del Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC.

Madrid, marzo de 2017

El doctorando

Laura Pérez Criado

Vº Bº del director

Antonio Rosas González

ÍNDICE

| | |
|---|----|
| Agradecimientos | 9 |
| Estructura de la tesis | 13 |
| Resumen / Abstract | 15 |
| CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN | 21 |
| I.1 Planteamiento general de la tesis. | 21 |
| I.2 La extremidad superior. Anatomía evolutiva en los homínidos y modelos de evolución. | 23 |
| I.2.1 Anatomía de la extremidad superior | 23 |
| I.2.2 Anatomía evolutiva de la extremidad superior de los homínidos. | 29 |
| I.3 Lateralidad manual y lateralidad humeral. | 36 |
| I.4 Los homínidos y el último antepasado común <i>Pan/Homo</i> | 40 |
| I.4.1 Los homínidos | 40 |
| I.4.2 El orden Primates | 42 |
| I.4.3 Modelos de reconstrucción del último antepasado común <i>Pan/Homo</i> | 46 |
| CAPÍTULO II OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE TRABAJO | 51 |
| CAPÍTULO III: METODOLOGÍA | 57 |
| III.1 Morfometría geométrica | 57 |
| III.2 Relación anatómica de landmarks y toma de datos | 60 |
| III.3 Análisis estadísticos | 65 |
| III.3.1 Análisis de componentes principales (PCA) | 65 |
| III.3.2 Análisis de comparación de medias (tamaño y forma) | 66 |
| III.3.3 Análisis de regresión | 67 |
| III.3.4 Mapeo sobre filogenia | 68 |

| | |
|--|------------|
| CAPÍTULO IV: LOS FÓSILES NEANDERTALES DE EL SIDRÓN (ASTURIAS, ESPAÑA) | 71 |
| IV.1 Resumen | 73 |
| IV.2 Introducción | 74 |
| IV.3 Relevancia de investigar a los Neandertales | 75 |
| IV.4 Antecedentes de la excavación | 76 |
| IV.5 Contexto de los fósiles | 77 |
| IV.6 Características de la muestra de El Sidrón | 80 |
| IV.7 Los 13 individuos de El Sidrón | 81 |
| IV.8 Líneas de investigación y resultados | 81 |
| IV.9 Proyectos de futuro | 90 |
| CAPÍTULO V: ANÁLISIS COMAPRATIVO DE LOS HÚMEROS NEANDERTALES DEL YACIMIENTO DE EL SIDRÓN (ASTURIAS, ESPAÑA) | 93 |
| Resumen | 95 |
| V.1 Abstract | 96 |
| V.2 Introduction | 97 |
| V.3 Materials and methods | 101 |
| V.4 Description of the El Sidrón humeri | 106 |
| V.5 Morphological characteristics of the El Sidrón humeri | 113 |
| V.6 Discussion and conclusions | 120 |
| CAPÍTULO VI: ANATOMÍA EVOLUTIVA DE LA ULNA Y EL RADIO NEANDERTAL A LA LUZ DE LA NUEVA MUESTRA DE EL SIDRÓN (ASTURIAS, ESPAÑA) | 131 |
| Resumen | 133 |
| VI.1 Abstract | 134 |
| VI.2 Introduction | 135 |
| VI.3 Materials and methods | 140 |
| VI.4 Description of the El Sidrón ulnae | 145 |
| VI.5 Comparative analyses of the ulnae | 147 |
| VI.6 Description of the El Sidrón radii | 152 |
| VI.7 Comparative analyses of the radius | 155 |

| | |
|--|-----|
| VI.8 Discussion | 157 |
| VI.9 Conclusion | 167 |
| CAPÍTULO VII: LATERALIDAD HUMERAL EN HUMANOS MODERNOS Y NEANDERTALES. UN ANÁLISIS CON MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA 3D | 169 |
| Resumen | 171 |
| VII.1 Abstract | 172 |
| VII.2 Introduction | 173 |
| VII.3 Materials and methods | 177 |
| VII.4 Results | 181 |
| VII.5 Discussion | 186 |
| VII.6 Conclusions | 191 |
| CAPÍTULO VIII: EL ÚLTIMO ANTEPASADO COMÚN <i>PAN/HOMO</i>. UNA APROXIMACIÓN A TRAVÉS DE LA EXTREMIDAD SUPERIOR | 193 |
| Resumen | 195 |
| VIII.3 Abstract | 196 |
| VIII. 2 Introduction | 197 |
| VIII.3 Material | 202 |
| VIII.4 Metodology | 203 |
| VIII.5 Results | 206 |
| VIII.6 Discussion | 211 |
| CAPÍTULO IX: DISCUSIÓN INTEGRADORA | 221 |
| IX.1 Anatomía evolutiva de la extremidad superior | 222 |
| IX.2 Lateralidad humeral en <i>H. sapiens</i> y <i>H. neanderthalensis</i> | 234 |
| IX.3 Último antepasado común <i>Pan/Homo</i> | 240 |
| CAPÍTULO X: CONCLUSIONES | 249 |
| Bibliografía | 253 |
| Anexos | 285 |

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero dar las gracias a mi director de tesis, Antonio Rosas, gracias por abrirme las puertas del grupo de Paleantropología hace 5 años para realizar el Trabajo Final de Máster. Quiero agradecerte que me dieras la oportunidad de quedarme en el grupo y poder realizar esta tesis. Gracias por tu dedicación y tu paciencia para enseñarme durante estos años, gracias por apretarme las tuercas en los momentos precisos y por tratar de hacerme pensar de una manera más autocrítica.

Al grupo de Paleoantropología del MNCN. Gracias por haber estado siempre ahí. En especial a Markus Bastir, por enseñarme que es la morfometría geométrica, a tomar datos y a interpretarlos. A Rosa Huguet, por traer aire fresco con cada llegada a Madrid y sacarnos una sonrisa a todos en cualquier momento, miles de gracias por tu ayuda en este apretón final y por sentarte conmigo a enseñarme a excavar en mayo de 2013. A Antonio García Tabernero, Tonchu, gracias por ser un gran vecino de enfrente, por tu paciencia, por las fotos, por encargarte de la burocracia, de verdad gracias por todo. A Almudena Estalrich, que decirte, miles de gracias por acogerme cuando llegué, por enseñarme cómo funcionaba todo, por sentarte a mi lado cuando estaba perdida, por esas discusiones los viernes a última hora sobre cualquier cosa (brazos, dientes, patologías,...), por nuestros ratos de comida, café, risas y por el momento “tlen” que después de 5 años aun me hace reír, se te echa de menos. A Beatriz Fernández Cascón, Bea, gracias por tu gran trabajo sin él no nos sería posible poder estudiar el material, gracias por tener siempre una sonrisa. A Luis Ríos, por aportar una nueva visión al grupo, por tus preguntas, tu curiosidad y tus ánimos. Y aunque no sea parte del grupo, a Dores, por los ratos de café, comida, risas, charlas y ánimos.

A mis compañeros de cuartito. A Anabel, por tu tiempo, tu sonrisa, tu predisposición a ayudarme en lo que sea con lo que sea y cuando sea a pesar de la distancia, por confiar en mí y por escucharme y por nuestras horas de baile en el gimnasio, muchas gracias por todo. A Elena, por compartir conmigo todo, tanto en lo personal como en lo profesional, por las horas de gerobox compartidas y los ratos de café, por escucharme y por dejarte escuchar, gracias. Chicas, os echo de menos!! A Noelia y a Susana, por compartir horas de consolidado, siglado charla y risas. A Fran y Dani, gracias por los ratos de café y comida y por las discusiones que me han aportado nuevas ideas. Y al resto de estudiantes que con su llegada han traído un nuevo aporte de energía: Laura (micro), Nicole, Stephy, Bea (rótula), Isa, Sonia, Sofía, Alba, Marta, David, etc.

Muchas gracias al equipo de excavación de El Sidrón, por su acogida, en especial a su director Marco de la Rasilla. Y al equipo de excavación de La Boella, en especial a sus directores Josep Vallverdú y Palmira Saladiè, por acogerme, enseñarme lo que es un yacimiento y a excavar.

Mi agradecimiento a los revisores externos de esta tesis Daniel Turbón (UB) y Laura Rodríguez (UBU), así como al tribunal María Dolores Garralda (UCM), Antonio González (UCM), José María Bermúdez de Castro (CENIEH), José Miguel Carretero (UBU), Luis Rios (MNCN), Ángel Peña (UCM), Marco de la rasilla (UNIOVI), Markus Bastir (MNCN), Jesús Marugán Lobón (UAM) y Gonzalo Tranco (UCM). Gracias por los comentarios y por hacer posible que pueda defender mi tesis.

Gracias a M^a Ángeles (secretaria del departamento de Zoología y Antropología Física), a Javier Pérez (Jefe del departamento de Zoología y Antropología Física) y a M^a

Isabel González (secretaria de la facultad de Biología) de la Universidad Complutense de Madrid por la ayuda en las tareas administrativas.

Quiero agradecer a los profesores Tracy Kivell, Matthew Skinner (University of Kent) y Trenton Holliday (Tulane University), por su recibimiento, acogida, tiempo y dedicación durante mis estancias en sus departamentos. Además agradecer al profesor Juan Francisco Pastor (Universidad de Valladolid) el permitirme el acceso a la colección osteológica de la Facultad de Medicina de Valladolid y a Inbal Livne por el acceso a la colección en el Powell Cotton Museum (Kent, Inglaterra).

Un agradecimiento especial a mi familia, papá, mamá, Natalia, gracias por sostenerme, apoyarme y confiar en mí a lo largo de esta etapa, así como lo habéis hecho durante toda mi vida. Sin vuestro apoyo ni esto ni nada habría sido posible. Gracias de corazón.

Por último, a Iván, gracias, gracias, gracias y mil gracias. Gracias por entenderme, aguantarme y soportarme en los momentos tensos, gracias por estar siempre ahí, por tranquilizarme, levantarme y darme fuerzas. Por estar a cualquier hora al otro lado de la pantalla dispuesto a ayudarme en lo que fuera. Gracias por tus comentarios, lecturas críticas, consejos y sugerencias, todas ellas realmente útiles. Pero sobre todo gracias por hacerme sonreír. Además, permíteme la licencia de agradecer también a nuestra Nola los momentos de desconexión obligados que tan bien me han venido. Todo esto, sin ti, no habría sido posible, gracias.

Laura.

Marzo, 2017

Nota: Esta tesis ha sido financiada gracias a los Proyectos de Plan Nacional del Ministerio de Economía y Competitividad CGL2012-36682 y CGL2016-75109-P, al Convenio Principado de Asturias-Universidad de Oviedo CN-09-084, y a la beca de Formación de Personal Investigador BES-2013-066056. Así como a dos ayudas a la movilidad predoctoral para la realización de estancias breves en centros de I+D extranjeros: EEBB-I-15-10031 y EEBB-I-16-11577.

ESTRUCTURA DE LA TESIS -

Esta Tesis Doctoral trata del estudio de la evolución de los elementos óseos del brazo y del antebrazo de los homininos, para abarcar un tema tan amplio la tesis se ha dividido en tres bloques: el estudio de la polaridad de rasgos de los elementos óseos, sus patrones de lateralidad y la reconstrucción de la anatomía del último antepasado común *Pan/Homo*. Para lo cual se ha estructurado en diez capítulos.

Un primer capítulo que ofrece una introducción que abarca el estado actual del tema, un segundo capítulo donde se definen los objetivos y las hipótesis a testar y un tercer capítulo de metodología general.

Los resultados engloban los capítulos IV - VIII, estructurados en formato de artículo científico puesto que se encuentran en diferentes fases de publicación (publicado, aceptado, en revisión o preparados para ser enviados). Al ser artículos científicos se presentan en el idioma establecido por la revista a la que han sido o serán enviados (castellano o inglés), los que no se encuentran en castellano son acompañados de un resumen en este idioma.

A continuación, se encuentran los capítulos de discusión, donde se analizan los resultados obtenidos en tres grandes bloques de estudio y un último capítulo que recoge las conclusiones de esta Tesis Doctoral.

Finalmente se incluye un apartado de anexos donde se incorporan los artículos ya publicados.

RESUMEN / ABSTRACT

RESUMEN

Esta tesis aborda el estudio de la evolución de los elementos óseos del brazo y del antebrazo de los homininos a través del análisis de su polaridad de rasgos, de sus patrones de lateralidad y mediante la reconstrucción de la anatomía del último antepasado común *Pan/Homo*. Para llevar a cabo este estudio se ha empleado una combinación de métodos de antropometría clásica y, principalmente, de morfometría geométrica 3D basada en la configuración de landmarks.

Contribuir al debate sobre la polaridad de rasgos en los diferentes elementos óseos del brazo y del antebrazo dentro de los homininos es uno de los principales objetivos de esta tesis. Concretamente, se pretende profundizar en el análisis del fenotipo Neandertal, considerado exclusivo de esa especie durante mucho tiempo, y en su comparación con los humanos anatómicamente modernos. Para ahondar en ello, se incluye la colección inédita de húmero, ulna y radio de *H. neanderthalensis* del yacimiento de El Sidrón (Asturias, España), colección formada por más de 2250 restos, donde todas las partes del esqueleto están representadas y se han identificado 13 individuos, con estrechos lazos familiares entre ellos.

Para analizar la polaridad de rasgos relacionados con la evolución del brazo y el antebrazo en los homininos, se toma como morfología primitiva la de los primeros

homininos representados por *Australopithecus*, *Paranthropus* y las primeras formas del género *Homo*. Esta investigación revela que las regiones distal del húmero y proximal de la ulna son la más discriminantes entre los Neandertales y los humanos modernos, donde los Neandertales se caracterizan por una fosa olecraneana ancha con los pilares distodorsales estrechos (carácter derivado) en el húmero, un mayor tamaño del proceso olecraneano (derivado), un menor tamaño del proceso coronoideo (primitivo) y una orientación anterior de la escotadura troclear (primitivo) en la ulna. Mientras que el radio Neandertal se caracteriza por una mayor longitud de cuello (primitivo), la orientación medial del tubérculo radial (secundariamente primitivo) y una diáfisis curvada (secundariamente primitivo). Con todo esto se han identificado tres unidades de cambio evolutivo: 1) la fosa olecraneana del húmero y el olécranon de la ulna 2) el complejo cuello del radio y proceso coronoideo de la ulna, y 3) la diáfisis del radio y el tubérculo radial. Basándonos en estos datos, la evolución del antebrazo siguió un patrón evolutivo en mosaico en el que algunas características fueron heredadas de un ancestro pre-*Homo*, otras se originaron en algunas poblaciones post-*H. ergaster* y pre-*H. antecessor*, y otros caracteres surgieron específicamente en los linajes *H. sapiens* y *H. neanderthalensis*, apareciendo, a veces, como secundariamente primitivos.

El segundo objetivo de esta tesis es determinar los patrones de lateralidad en el húmero en una población humana moderna y en un grupo de Neandertales, empleando por primera vez técnicas de morfometría geométrica tridimensionales. Los resultados obtenidos indican diferencias de forma en los patrones de lateralidad en la población humana moderna, las cuales son causadas por factores no alométricos en las regiones proximal y distal y en el húmero completo; mientras que en la diáfisis, las diferencias en forma se explican por factores alométricos. Además el patrón de lateralidad en las mujeres aparece más marcado que el de los hombres, pudiendo deberse a una división

sexual del trabajo. Cuando se realiza la comparación de los patrones de lateralidad entre los humanos modernos y los Neandertales se observa un patrón similar en la asimetría de los húmeros, con la excepción de la anchura de la fosa olecraneana, siendo más ancha en el lado izquierdo de los Neandertales y presentando un patrón opuesto en los humanos modernos. En esta tesis se plantea que el patrón diferencial observado entre estos dos grupos puede deberse a una combinación de diferentes comportamientos que implican la extensión completa de la articulación del codo, como la técnica de "stuff and cut", la caza a corta distancia y, como se propone en este trabajo, el arrastre de peso con el brazo izquierdo extendido como actividad regular en Neandertales.

Finalmente, el último objetivo general de esta tesis es reconstruir la anatomía del brazo y del antebrazo del último antepasado común *Pan/Homo* y tratar de inferir su patrón locomotor. Para ello se realiza un amplio análisis comparativo que incluye a representantes de las familias Cercopithecidae y Hominidae, además de diferentes homínidos fósiles. Con todo ello se han observado grandes diferencias anatómicas en el brazo y en el antebrazo de los diferentes grupos de primates, las cuales se han asociado con los diferentes modos de locomoción de las diferentes especies. La reconstrucción obtenida para el último antepasado común *Pan / Homo* muestra la morfología de un homínido ortógrado y generalizado (no especializado), lo que permite plantear un modelo locomotor arbóreo generalizado con un amplio espectro de locomociones pronógradas y ortógradas, donde se incluiría algún tipo de escalada vertical y suspensión, similar a los que plantean los modelos orangután y multígrado.

Palabras clave: Evolución humana; Morfometría geométrica 3D; Polaridad de rasgos; Lateralidad; Último antepasado común *Pan/Homo*.

ABSTRACT

This thesis is about the study of the arm and forearm bony elements evolution of the hominins through the analysis of their traits polarity, their laterality patterns, and by means of the reconstruction of the *Pan / Homo* last common ancestor anatomy. To carry out this study, a combination of classical anthropometry methods and, mainly, 3D geometric morphometry based on the configuration of landmarks has been used.

One of the main objectives of this thesis is to analyze the traits polarity in humerus, ulna and radius within hominins. Specifically, it pretends to improve knowledge about the Neanderthal phenotype, considered exclusive of this species, and to make a comparison between these two species. To delve into this, the unpublished collection of humerus, ulna and radius of *H. neanderthalensis* from the site of El Sidrón (Asturias, Spain) is included, this collection is formed of more than 2250 remains, where all anatomical regions are represented and 13 individuals have been identified, with close family ties between them.

To analyze the trait polarity related to hominin arm and forearm evolution, the morphology of the early hominins, by *Australopithecus*, *Paranthropus* and the earliest forms of the genus *Homo*, has been taken as primitive. This research revealed that the distal humeral region and the proximal region of the ulna are the most discriminating regions between Neandertals and modern humans. Compared to modern humans, the divergent features in the Neandertal humerus are a wide olecranon fossae (a derived trait) with a narrow distodorsal pillars, the ulna is characterized by a wide olecranon process (derived), lower coronoid length (primitive), and anterior orientation of the trochlear notch (primitive). The Neandertal radius is defined by a larger neck length (primitive), medial orientation of the radial tubercle (secondarily primitive), and a

curved diaphysis (secondarily primitive). Anatomically, we identified three units of evolutionary change: 1) the olecranon and its fossa, 2) the coronoid–radius neck complex, and 3) the tubercle and radial diaphysis. Based on our data, upper limb evolution followed a mosaic pattern in which some features were inherited from a pre-*Homo* ancestor, others originated in some post-*ergaster* and pre-*antecessor* populations, and other characters emerged in the specific *H. sapiens* and *H. neanderthalensis* lineages, sometimes appearing as secondarily primitive. Future investigations might consider the diverse phylogenetic origin of apomorphies while at the same time seeking to elucidate their functional meaning.

The second aim of this thesis is to determine the laterality patterns in the humerus in a modern human population and in a group of Neandertals, using for the first time tridimensional geometric morphometry techniques. The results obtained indicate differences in shape laterality pattern within the modern human population, which are caused by non-allometric factors in the proximal and distal regions and in the complete humerus; while the shaft shape differences are explained by allometric factors. Moreover, the laterality pattern in shape is higher in the female individuals, which could be due to a sexual division of labor. When the laterality pattern comparison between modern humans and Neandertals has been carried out, a similar laterality pattern is observed, with the exception of the olecranon fossa width, being wider on the Neandertal left side and in the modern human population right side. This differential pattern observed in this thesis may be due to a combination of different behaviors that involves the complete extension of the elbow joint, as some already proposed as 'stuff - and-cut' technique and close-range hunting. Furthermore, we propose the weight drag with the left arm extended as a regular activity in Neandertals.

Finally, the last general aim of this thesis is to reconstruct the arm and forearm anatomy of the *Pan / Homo* last common ancestor, and try to infer its locomotor pattern. For this, a broad comparative analysis is carried out, which includes different specimens of the Cercopithecidae and Hominidae families, as well as different fossil hominins. With this, large anatomical differences have been observed in the arm and forearm of the different primates, which have been associated with the different modes of locomotion of the different species. The anatomical reconstruction of the upper limb of the *Pan / Homo* last common ancestor shows the typical homonoid features with a very generalized morphology. This allows to propose the orangutan or multigrade models as potential locomotor models for the *Pan / Homo* last common ancestor, characterized by a generalized arboreal locomotor pattern with a broad spectrum of pronograde or orthograde locomotions, including some vertical climbing and suspension.

Key words: Human evolution; 3D geometric morphometric; Trait polarity; Laterality; *Pan / Homo* last common ancestor.

CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN

I.1 Planteamiento general de la tesis

Esta tesis trata del estudio de la evolución de la extremidad superior en los homininos, de sus patrones de lateralidad y de la reconstrucción de la anatomía del último antepasado común que compartimos con el chimpancé.

Los homininos son el grupo de primates que engloba a *Homo sapiens* y a todos sus antepasados directos, aquellos que surgieron después de su separación de la rama evolutiva del chimpancé (Rosas, 2015). Es en este grupo en el que se produce una transición en la funcionalidad de la extremidad superior, que pasa de un uso principalmente locomotor a una función esencialmente de transporte y manipulación.

Estudiar la evolución de la extremidad superior en los homininos resulta de especial interés. No solo para tratar de determinar los cambios morfológicos que se han producido en la transición de la pérdida de la función locomotora en esta región anatómica, sino también para conocer cómo han evolucionado las diferentes morfologías observadas en el género *Homo*, concretamente las de *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*, ya que presentan una serie de caracteres diferenciales en su extremidad superior. Con todo esto, uno de los objetivos principales de esta tesis es conocer la polaridad de rasgos de las diferentes regiones anatómicas del brazo, para tratar de inferir cuales son los caracteres que más se han modificado después de la transición funcional de locomoción a transporte y manipulación y cuales se han mantenido.

Fruto de esa especialización de la extremidad superior al transporte y la manipulación, los representantes del género *Homo* son los únicos primates en los que se ha observado una lateralidad manual, es decir, el uso preferencial de una mano sobre la otra para realizar tareas. Los diferentes patrones de actividad dejan marcas diferenciales en los elementos óseos, por lo que tratar de determinar los patrones de lateralidad en la extremidad superior, concretamente en los Neandertales y en los humanos anatómicamente modernos (HAM) es otro de los objetivos de esta tesis.

La hipótesis de un cambio funcional en el uso de la extremidad anterior se basa en que los primeros homínidos están asociados a ambientes boscosos, esto junto con los caracteres morfológicos presentados en su esqueleto, ha permitido plantear que *Ardipithecus* y *Australopithecus* presentaban un comportamiento arbóreo (con implicación de la extremidad superior), mientras que por el suelo caminaban de manera bípeda, como indican tanto los caracteres anatómicos de la pelvis, la extremidad inferior y, en el caso concreto de *Au. afarensis*, como muestran las huellas fosilizadas en Laetoli (Tanzania). La función de la extremidad superior de transporte y manipulación se asocia generalmente a las especies del género *Homo*, si bien en las primeras especies incluidas en este género, como *H. habilis*, se han observado tanto caracteres que indican una marcha bípeda como caracteres que sugerirían algunas capacidades suspensorias. Debido a esto, algunos autores consideran que esta especie debería clasificarse con las formas australopitecinas (Wood y Collar, 1999a; b), mientras que otros autores defienden que esos caracteres no son tan dispares de los demás representantes del género *Homo*, por lo que debe mantenerse en ese género (Holliday, 2012). A pesar de este debate sobre la asignación de las primeras formas del género *Homo*, las demás especies de este género (*H. ergaster/erectus*, *H. floresiensis*, *H. naledi*, *H. antecesor*, *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*) se consideran bípedas estrictas

puesto que no muestran caracteres arbóreos en la extremidad superior y presentan unas proporciones corporales muy similares a las de los humanos anatómicamente modernos. Sin embargo, *H. naledi* se presenta como una excepción, puesto que algunos de sus caracteres son más similares a las formas australopithecinas mientras que otros se asemejan a *Homo* (Berger et al., 2015).

La liberación de la extremidad superior de la locomoción está relacionada con el origen de la marcha bípeda, que es uno de los caracteres que define a los homínidos. Los primeros especímenes a los que se les ha reconocido algún tipo de locomoción bípeda datan de finales del Mioceno y se encuentran muy próximos a la fecha estimada para el último antepasado común *Pan/Homo* (5-7 Ma). Estos son; *Sahelanthropus tchadensis*, *Orrorin tugenensis*, y las especies de *Ardipithecus*. Tratar de inferir la anatomía de la extremidad superior de ese último antepasado común, así como sus implicaciones en la locomoción es otro de los objetivos de esta tesis.

I.2 La extremidad superior. Anatomía evolutiva en los homínidos y modelos de evolución.

I.2.1 Anatomía de la extremidad superior

Para facilitar la comprensión de los siguientes apartados de esta tesis se aporta un resumen breve de la anatomía de la extremidad superior destacando las regiones anatómicas que, desde un punto de vista de la evolución de los homínidos, tienen una mayor importancia.

La extremidad superior se divide en cuatro regiones (Figura 1): la cintura escapular, el brazo, el antebrazo y la mano (Aiello y Dean, 1990; Gray et al., 1995; Gilroy et al., 2008). La región que contacta con el tronco es la cintura escapular,

formada por la clavícula y la escápula. Esta última, conecta con la extremidad superior a través de la articulación del hombro. El húmero es el único hueso del brazo (en sentido estricto). En el húmero proximal insertan los músculos responsables de los movimientos de la articulación del hombro, permitiendo su gran movilidad; mientras que los músculos responsables de la movilidad del codo se originan en la parte distal del húmero. El antebrazo está formado por la ulna (o cúbito) y el radio, estos elementos forman parte de las articulaciones del codo y la muñeca, además estos dos elementos articulan entre ellos mediante las articulaciones radio-ulnares distal y proximal que se encargan de los movimientos de pronación y supinación del antebrazo. Por último se localiza la mano, región distal de la extremidad superior, formada por 27 huesos que se agrupan en carpos, metacarpos y falanges.

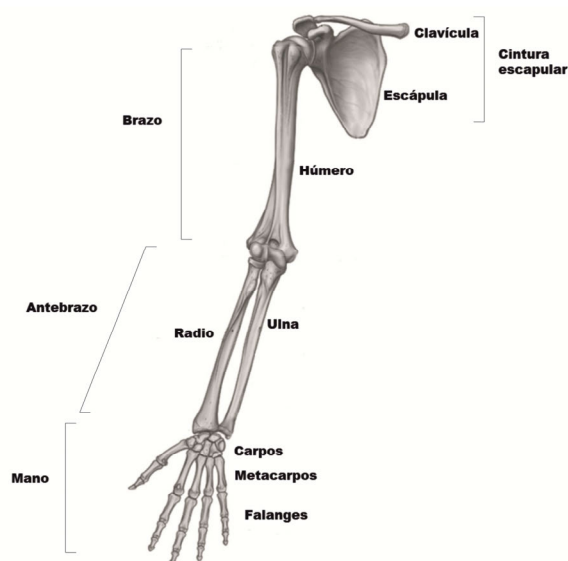


Figura 1. Anatomía de la extremidad superior con sus diferente regiones anatómicas y sus respectivos elementos óseos (imagen modificada de Gray et al.,1995)

En cuanto al húmero (Figura 2), en su región proximal se localiza la cabeza humeral la cual tiene forma semiesférica, orientación medial y articula con la cavidad glenoidea de la escápula para formar la articulación del hombro. En posición anterior se encuentra el tubérculo menor, en el que inserta el músculo subescapular; y en la zona lateral se localiza el tubérculo mayor, sobre el que insertan los músculos supraespinoso,

infraespinoso y redondo menor. Entre ambos tubérculos se localiza el surco intertubercular o bicipital, por el que pasa el tendón de la cabeza larga del bíceps braquial (Gray et al., 1995; Gilroy et al., 2008; White et al., 2011).

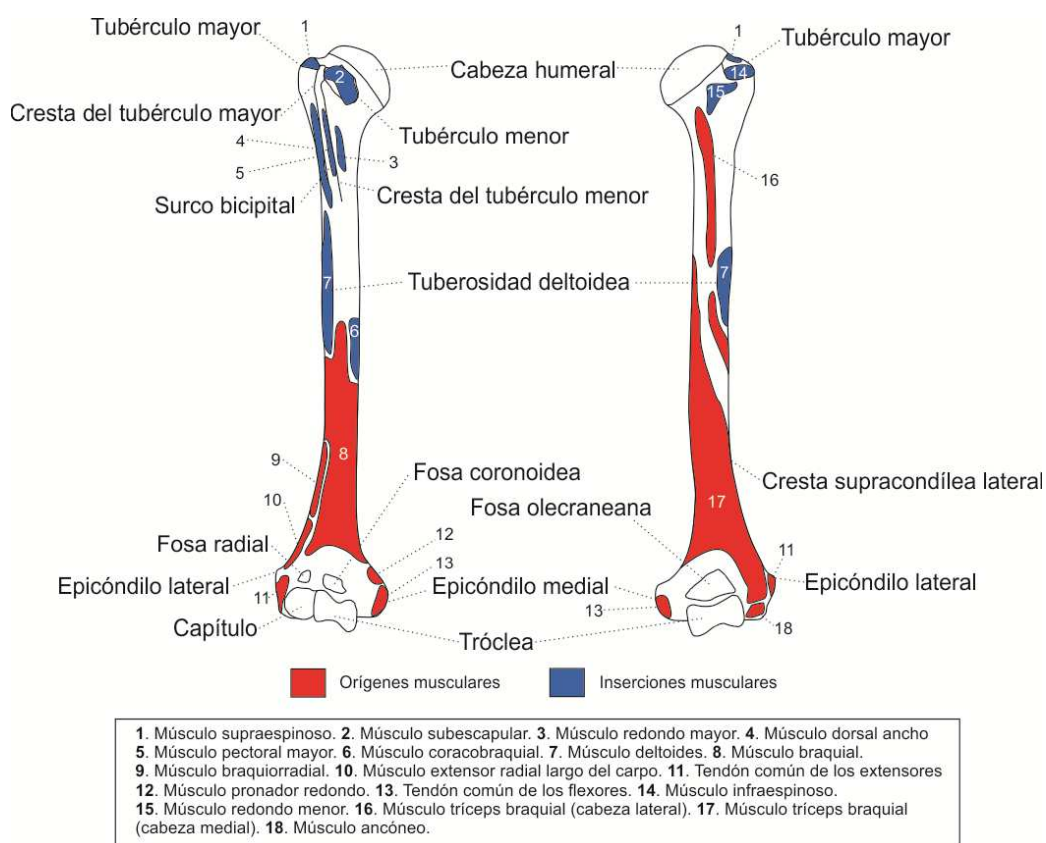


Figura 2. Anatomía del húmero. Descripción de las principales regiones anatómicas y áreas de origen o inserción muscular.

La diáfisis del húmero puede dividirse en dos regiones; la mitad proximal, donde se inserta la musculatura que permite los movimientos del hombro, y la mitad distal, donde se originan los músculos que van a dar lugar a los movimientos del codo, antebrazo y mano. Las particularidades anatómicas de la diáfisis son las dos crestas que surgen de los tubérculos, la cresta del tubérculo menor y la cresta del tubérculo mayor, donde se insertan el redondo mayor y el pectoral mayor respectivamente. Entre ellas, el surco intertubercular se mantiene formando el área de inserción del dorsal ancho. En la zona media de la diáfisis en posición anterolateral se encuentra la tuberosidad deltoidea,

el área de inserción del deltoides y a la misma altura en la parte medial de la diáfisis se localiza la inserción del coracobraquial (Aiello y Dean, 1990; Gray et al., 1995; White et al., 2011).

Su región distal se caracteriza por la presencia de dos cóndilos articulares, que forman la articulación del codo. En posición lateral se encuentra el capítulo, que articula con la cabeza del radio, y en posición medial se localiza la tróclea, que articula con el olecranon de la ulna y presenta forma de polea. Esta región presenta dos epicóndilos; el epicóndilo lateral, de donde se originan los músculos extensores del antebrazo y la mano, y el epicóndilo medial, de donde se originan los músculos flexores del antebrazo y la mano. Por último, se encuentran las fosas, las cuales acogen las prominencias de los huesos del antebrazo durante los movimientos del codo. En posición anterior, por encima del capítulo se localiza la fosa radial y por encima de la tróclea la fosa coronoidea, que albergan a la cabeza del radio y al proceso coronoideo de la ulna durante la flexión del codo. Finalmente, la fosa olecraneana, situada por encima de la tróclea en la región posterior acoge al olecranon de la ulna durante la extensión del codo (Gray et al., 1995; Netter, 2010).

En la ulna (Figura 3) destaca en su región proximal la escotadura troclear, que articula con la tróclea humeral. Está formada por la superficie anterior del olécranon y por la superficie superior de la apófisis coronoidea. El olécranon es la parte proximal de la escotadura troclear y en su superficie superior se inserta el tríceps braquial. La apófisis coronoidea es la parte inferior de la escotadura y proyecta anteriormente con forma triangular; por debajo de esta se encuentra la tuberosidad del cúbito, área de inserción del músculo braquial. En la cara lateral se localiza la escotadura radial, superficie donde articula la cabeza del radio en los movimientos de pronación-

supinación; del borde inferior de esta escotadura surge la cresta del músculo supinador donde se origina una de las porciones de este músculo (Aiello y Dean, 1990; Gilroy et al., 2008; White et al., 2011).

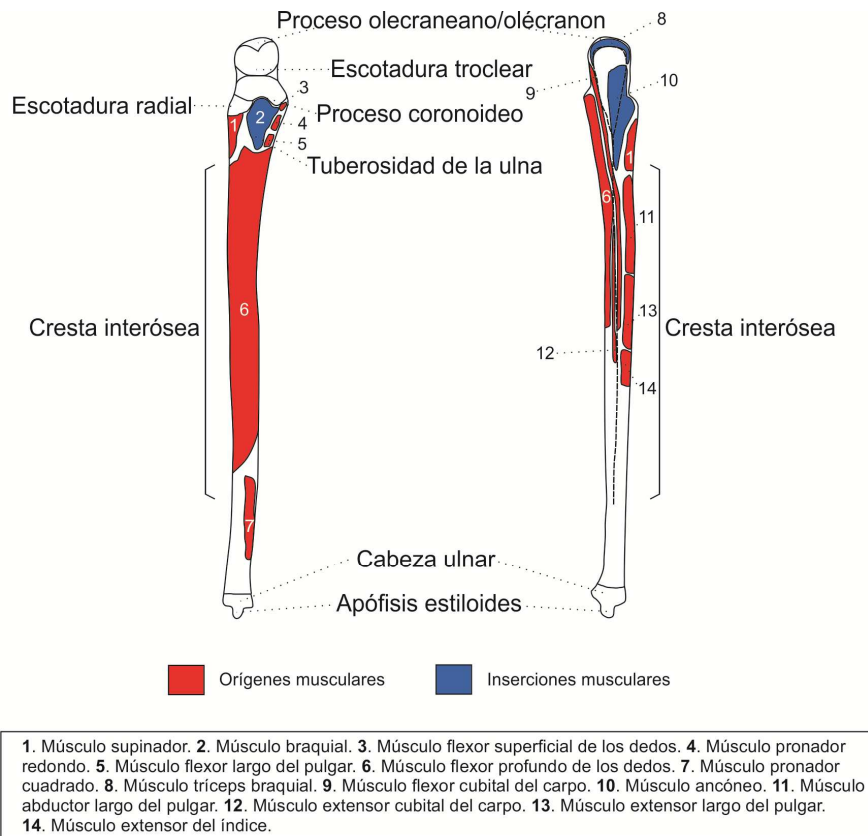


Figura 3. Anatomía de la ulna. Descripción de las principales regiones anatómicas y áreas de origen o inserción muscular.

La diáfisis ulnar se caracteriza por presentar una sección triangular, su borde lateral es el más afilado ya que forma la cresta interósea, donde inserta la membrana interósea. En la cara anterior distal se encuentra el área de inserción del pronador cuadrado. Por último, la región distal se caracteriza por la presencia de la cabeza del cubito que va a articular con el radio, y por el proceso estiloides que va a articular con los carpos de la muñeca (Gray et al., 1995; Gilroy et al., 2008).

Finalmente, el radio proximal (Figura 4) se caracteriza por presentar una cabeza en forma de disco, donde la cara superior articula con el capítulo humeral y la zona medial con la escotadura radial de la ulna. Por debajo de esta, se encuentra el cuello que

separa la cabeza de la tuberosidad radial, área de inserción del bíceps braquial, y que se sitúa en posición antero-medial. Su diáfisis presenta una sección triangular, donde el borde medial es el más afilado por la presencia de la cresta interósea, área de inserción de la membrana interósea. En la superficie lateral se encuentra el área de inserción del pronador redondo (Aiello y Dean, 1990; Gray et al., 1995; Netter, 2010).

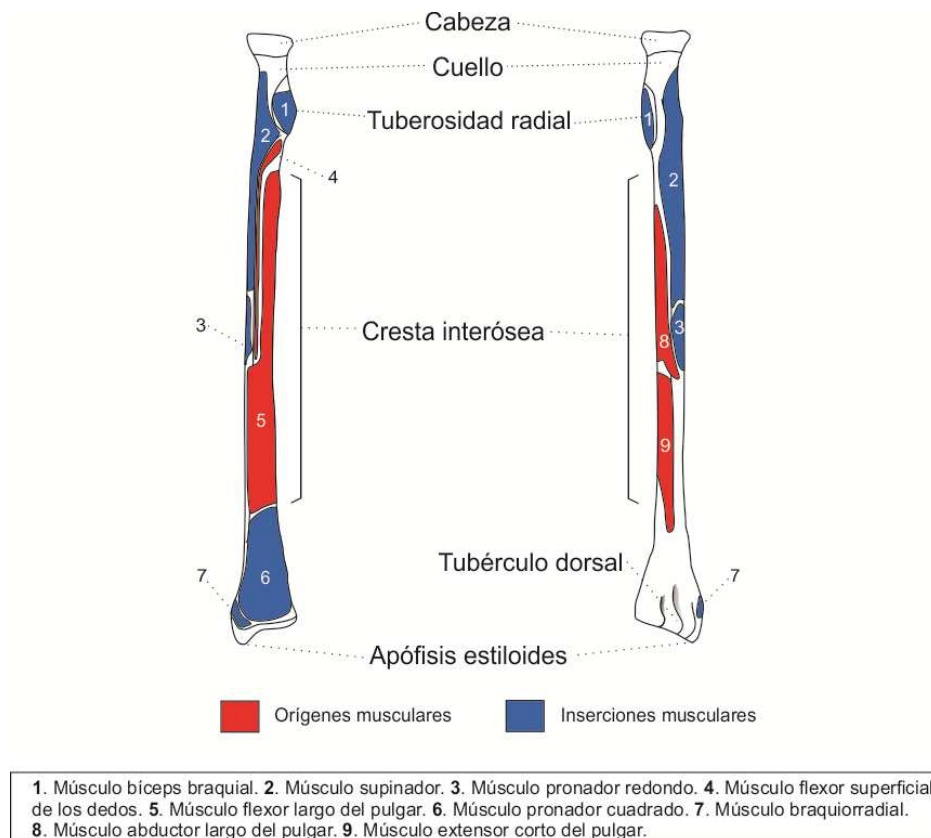


Figura 4. Anatomía del radio. Descripción de las principales regiones anatómicas y áreas de origen o inserción muscular.

La región distal se caracteriza por la presencia de la escotadura ulnar en la cara medial, que articula con la cabeza de la ulna. En el extremo lateral se encuentra el estiloides del radio. Mientras que en su cara posterior se encuentra el tubérculo dorsal donde se origina el extensor largo del pulgar. Finalmente, en la superficie distal se encuentran las superficies articulares con el escafoides en la parte lateral y con el semilunar en la medial (Gilroy et al., 2008; Netter, 2010; White et al., 2011).

I.2.2 Anatomía evolutiva de la extremidad superior de los homininos

Un gran número de trabajos se han llevado a cabo para estudiar la evolución del miembro superior en los homininos y para determinar la polaridad de rasgos de esta extremidad a través de estudios de anatomía comparada entre los diferentes homininos (Carretero et al., 1997; 1999; Yokley and Churchill, 2006; De Grotte, 2011; Bermúdez de Castro et al., 2012; Arsuaga et al., 2015; Rosas et al., 2015; Rodríguez et al., 2016; Pérez-Criado y Rosas; 2017).

De los tres elementos óseos que componen la extremidad superior, el que tiene un registro fósil más completo y, por lo tanto ha sido más estudiado, es el húmero; en particular, su región distal al ser la más representada en el registro fósil. En ella, se han observado diferentes caracteres que muestran diversas morfologías en las diferentes especies de homininos, como la posición relativa de la superficie articular distal con los epicóndilos, donde la distancia próximo-distal entre esos componentes es mayor en *Australopithecus afarensis* (A.L. 288, A.L. 322-1, A.L. 137-48A; Senut, 1983), en las diferentes especies de *Paranthropus* (KNM-ER 739, KNM-ER 740, KNM-ER 1504, TM 1517; Senut, 1983) y en *H. habilis* (KNM-ER 3735; Senut, 1983), mientras que en *Au. anamensis* (KNM-KP 271 Senut, 1983), en Gomboré IB 7594 (primeras formas del género *Homo*; Senut, 1983; Di Vincenzo et al., 2015) y en *H. sapiens* esa distancia próximo-distal es muy pequeña, encontrándose prácticamente alineados los epicóndilos con los cóndilos articulares (Aiello y Dean, 1990).

En esta región distal se localiza la fosa olecraneana, la cual tiene importantes implicaciones evolutivas, puesto que su anchura junto con la de los pilares distodorsales ha permitido establecer la polaridad de rasgos en el húmero distal (Arsuaga y Bermúdez de Castro, 1984; Carretero et al., 1997; 1999; Yokley and Churchill, 2006; McHenry y

Brown, 2008; Bermúdez de castro et al., 2012; Trinkaus, 2012; Arsuaga et al., 2015; Rosas et al., 2015). Los primeros representantes de los homíninos, como *Ardipithecus ramidus* (Lovejoy et al., 2009) y las formas australopitecinas correspondientes a *Au. anamensis* (KNM-KP 271; Leakey et al., 1995; Leakey et al., 1998), *Au. afarensis* (A.L. 288-1, A.L. 137-48, A.L. 322-1; Johanson et al., 1982; Walter, 1994; Lockwood et al., 2000), *Au. africanus* (STW 431; Toussaint et al., 2003) y *Au. sediba* (MH1 y MH2; Churchill et al., 2013), junto con los representantes del género *Paranthropus*, KNM-ER 1504 (*P. boisei*; Leakey, 1971), KNM-ER 739 (*P. boisei* o *H. habilis*; Leakey, 1971), SK 24600 (*P. robustus* ; Susman et al., 2001), SKX 10924 (*P. robustus* o *Homo sp.*; Susman et al., 2001; Grine, 2005) y TM 1517 (*P. robustus*; Lague y Jungers, 1996) destacan por presentar una fosa olecraneana estrecha y poco profunda con unos pilares distodorsales anchos y de tamaño semejante (Yokley y Churchill, 2006; McHenry y Brown, 2008). En los especímenes del género *Homo* como *H. ergaster/erectus* (KNM-WT 15000; Brown et al., 1985; Dmanisi D2715/ D2680; Lordkipanidze et al., 2007) y el húmero de Gomboré IB 7594 (*Homo sp.*; Chavaillon et al., 1977) y), igual que en *H. sapiens*, la fosa olecraneana también es estrecha, algo más profunda y con pilares anchos, pero algo más el lateral (Yokley y Churchill, 2006; McHenry y Brown, 2008; Trinkaus, 2012). Los fósiles del Pleistoceno Inferior europeos correspondientes a *H. antecessor* (Bermúdez de Castro et al., 2012), los homíninos del Pleistoceno Medio de la Sima de los Huesos (Carretero et al., 1997) y los Neandertales (Arsuaga y Bermúdez de Castro, 1984; Vandermeersch y Trinkaus, 1995; Yokley y Churchill, 2006), presentan una morfología común para estos caracteres que se están describiendo, una fosa olecraneana ancha, profunda y en ocasiones perforada, con los pilares distodorsales muy estrechos. Entre los fósiles africanos intermedios entre *H. ergaster/erectus* y *H. sapiens* se encuentran los dos tipos de morfologías. Por un lado, Broken Hill E.898

(Yokley y Churchill, 2006; Trinkaus, 2012) y Omo Kibish 1 (Pearson et al., 2008) que presentan una morfología como la de los humanos anatómicamente modernos, mientras que Bodo (Carretero et al., 2009), Dolni Vestonici (Europa) y Tianyuan (China; Shang and Trinkaus, 2010), presentan una morfología similar a la de los Neandertales.

Dada la distribución de estados del carácter, se ha planteado la hipótesis de que la morfología plesiomórfica estaría definida por una fosa olecraneana estrecha con los pilares anchos y una la morfología derivada definida por una fosa ancha y unos pilares estrechos (Yokley y Churchill, 2006; McHenry y Brown, 2008; Trinkaus, 2012; Bermúdez de Castro et al., 2012; Rosas et al., 2015). En base a esto se plantea que las formas australopitecinas, los parántropos y los primeros representantes del género *Homo* presentan una morfología primitiva, que las poblaciones africanas cronológicamente intermedias entre estos y *H. sapiens* muestran la condición derivada en algunos de sus representantes, las poblaciones del Pleistoceno Inferior y Medio europeas tienen una morfología derivada, y los humanos anatómicamente modernos presentan la condición primitiva. Para explicar este escenario se han planteado diferentes modelos evolutivos. Yokley y Churchill (2006) plantean la posibilidad de la homoplasia para explicar el estado primitivo en los humanos modernos, ya que esa morfología sería el resultado de comportamientos similares y estaría inducida epigenéticamente. Por otro lado McHenry y Brown (2008) y Trinkaus (2012) especifican que ese estado primitivo en *H. sapiens* se debe a una reversión evolutiva del carácter. Y por último, Bermúdez de Castro et al. (2012) plantean un modelo basado en la naturaleza polimórfica de los caracteres, donde la condición derivada (fosa olecraneana ancha) habría aparecido en una población pre-*H. antecessor* / post-*H. ergaster*, en la que debería haber mantenido una frecuencia relativamente alta del estado plesiomórfico (fosa olecraneana estrecha). Las poblaciones descendientes de esa

población pre-*H. antecessor* / post-*H. ergaster* habrían heredado de manera diferencial los "alelos morfológicos" (*sensu* Rosas et al., 2015). Las poblaciones europeas de finales del Pleistoceno Inferior habrían heredado una proporción mucho mayor del alelo derivado, mientras que en África, las poblaciones descendientes habrían mantenido ambos alelos, llegando a fijarse el alelo primitivo en *H. sapiens*.

En lo referente a la región proximal del húmero, el carácter más relevante es la orientación de la cabeza humeral con relación a la superficie articular distal, lo que se conoce como torsión humeral (Larson, 2007a,b; 2009; Rhodes y Churchill, 2009). A pesar de que la mayoría de los húmeros proximales de los primeros homínidos están incompletos, Larson (1996) estimó el ángulo de torsión para A.L. 288-1r (*Au. afarensis*), Sts 7 (*Au. africanus*), Omo 119-73-2718 (*Au. Sp.*), KNM-ER 739 (*P. boisei* o *H. habilis*) y KNM-WT 15000 (*H. ergaster*), dando como resultado una media estimada de ángulo de torsión de $\sim 120^\circ$ para las formas australopitécinas y de 110° para *H. ergaster*, similar a lo estimado por Lordkipanidze et al. (2007) para el húmero de Dmanisi D4507. Estos ángulos se consideran bajos al compararlos con los de las poblaciones europeas del Pleistoceno Medio como el Húmero II de la Sima de los Huesos con un valor de 142° (Carretero et al., 1997) o los Neandertales, cuyo rango de medias oscila entre $135,5^\circ \pm 6,3^\circ$ - $144^\circ \pm 4,5^\circ$ (Carretero et al., 1997) y también al compararlo con las poblaciones de humanos modernos, en el que varía entre 135° y 164° (ver Carretero et al., 1997; Shah et al., 2006). A la hora de establecer la polaridad de rasgos en este carácter, lo primero a tener en cuenta es su variabilidad en función de la actividad física, como se ha observado en las poblaciones humanas actuales; desde un punto de vista evolutivo se observa un fuerte incremento del ángulo entre las primeras formas de *H. ergaster/erectus* y *H. heidelbergensis*, habiendo una gran escasez del registro fósil entre esas dos especies, por lo que no se puede conocer la evolución de ese

carácter, sin embargo, la alta torsión observada es una característica derivada y Larson (2009) lo relaciona con la reordenación anatómica de la cintura escapular.

Otra característica es la forma de la cabeza humeral, la cual presenta un mayor diámetro vertical con respecto al transversal en *Ar. ramidus* (Lovejoy et al., 2009), en *Au. afarensis* (A.L. 288-1; A.L. 333-107 y Omo 119.2710), en *Au. africanus* (Sts 7) y en *Homo sp.* o *H. rudolfensis* (KNM-ER 1473; Leakey et al., 1978) y en los humanos anatómicamente modernos. Sin embargo, se ha observado un mayor diámetro transversal de la cabeza humeral en los especímenes de la Sima de los Huesos (Carretero et al., 1997) y en los Neandertales (Basabe, 1966; Vandermeersch y Trinkaus, 1995; Carretero et al., 1997). Con estos datos, Carretero et al. (1997) plantea la hipótesis de que el mayor diámetro vertical de la cabeza humeral es la morfología plesiomórfica y se ha mantenido en las poblaciones africanas, mientras que la cabeza humeral expandida transversalmente es la condición derivada y se ha originado en las poblaciones europeas que han dado lugar a los Neandertales.

En cuanto a la ulna, presenta un gran número de caracteres morfológicos diferenciales entre los humanos anatómicamente modernos y las poblaciones europeas del Pleistoceno Medio (Sima de los Huesos y Neandertales). Estas poblaciones europeas se caracterizan por un olécranon ancho, con una orientación anterior de la escotadura troclear, una escotadura radial extendida verticalmente, una cresta del supinador corta y roma, una cresta del pronador bien desarrollada, con una diáfisis grácil, redondeada y curvada antero-posterior y medio-lateralmente y una cresta interósea poco marcada (Arsuaga et al., 2015). Pero debido a la escasez del registro fósil en las primeras formas homininas y al estado fragmentario de los restos fósiles, solo dos de los caracteres anteriormente mencionados se han podido analizar desde una perspectiva filogenética, estos son la orientación de la escotadura troclear y el tamaño del proceso olecraneano.

La orientación anterior de la escotadura troclear junto con un mayor tamaño relativo del olécranon se ha observado en *Ar. ramidus* (Lovejoy et al., 2009), *Au. afarensis* (A.L. 438-1, A.L. 288-1; Drapeau et al., 2005), *Au. africanus* (StW 113, StW 380, StW 398, StW 431; Toussaint et al., 2003; McHenry et al., 2007), *Au. sediba* (MH1, MH2; Churchill et al., 2013), las diferentes formas de *Paranthropus* (Omo L40-19, OH 36, SKX 8761; Aiello et al., 1999; Drapeau et al., 2005; McHenry et al., 2007), *H. ergaster* (KNM-BK 66; Solan y Day, 1992), en todos los homínidos de la Sima de los Huesos (Arsuaga et al., 2015), en los Neandertales (Vandermeersch y Trinkaus, 1995; Churchill et al., 1996; De Groote, 2011) y en la ulna africana del Pleistoceno Superior de Klasies River Mouth (Churchill et al., 1996). Mientras que la orientación proximal de la escotadura está presente en las primeras formas de *H. sapiens* de Skhul y Qafzeh y en el 90% de las poblaciones de humano anatómicamente moderno. Es por esto por lo que la orientación anterior de la escotadura con un mayor tamaño del proceso olecraneano se consideran caracteres primitivos (Churchill et al., 1996), mientras que la morfología opuesta encontrada solo en *H. sapiens* se define como derivada (Churchill et al., 1996; Groves, 1998).

El radio es el elemento óseo de la extremidad superior menos representado en el registro fósil y, cuando se presenta, suele aparecer fragmentado, a pesar de esto hay tres caracteres principales que se han utilizado para tratar de definir la polaridad de rasgos en este elemento. La longitud del cuello del radio, la orientación de la tuberosidad radial y la curvatura medio-lateral de la diáfisis.

La mayor longitud del cuello del radio se ha observado en especímenes asignados a *Ar. ramidus* (White et al., 2009), *Au. anamensis* (KNM-ER 20419; Heinrich et al., 1993; Ward et al., 2001), *Au. afarensis* (A.L. 288-1; Senut, 1981; Johanson et al.,

1982), con la excepción de *Au. sediba* (MH2; Churchill et al., 2013), esa mayor longitud del cuello del radio también se ha observado en *P. boisei* (OH 80-11; Domínguez-Rodrigo et al., 2013), *H. antecessor* (Carretero et al., 1999), en la mayoría de los especímenes de la Sima de los Huesos (Arsuaga et al., 2015; Rodríguez et al., 2016) y en los Neandertales (Vandermeersch y Trinkaus, 1995; De Groote, 2011; Arsuaga et al., 2015; Rodríguez et al., 2016), por lo que se ha considerado como primitivo. Mientras que el estado derivado sería una menor longitud del cuello radial, condición solo encontrada en los humanos modernos.

El segundo carácter utilizado para estudiar la evolución del radio ha sido la orientación del tubérculo radial, orientado de manera medial en *Ar. ramidus* (White et al., 2009), *Au. anamensis* (KNM-ER 20419; Heinrich et al., 1993), *Au. afarensis* (A.L. 288-1, A.L. 333, Carretero et al., 1999), *P. boisei* (OH 80-11; Domínguez-Rodrigo et al., 2013; KNM-ER 15000; Pearson y Grine, 1997), en *H. habilis* (OH 62; Pearson y Grine, 1997) y en la mayoría de los Neandertales (Trinkaus y Churchill, 1988; De Groote, 2011). Sin embargo, la orientación anteromedial del tubérculo radial se ha observado en los especímenes de *H. antecessor* (Carretero et al., 1999), en el 80% de los radios de la Sima de los Huesos (Rodríguez et al., 2016), en los radios de Cave of Hearts y Klasies River Mouth (Pleistoceno Superior africano; Pearson and Grine, 1997) y en las poblaciones de *H. sapiens*. Por lo que un estadio primitivo del carácter sería la orientación medial, mientras que el derivado sería la anteromedial. La aparente reaparición de la morfología primitiva en los Neandertales ha sido explicada como una reversión evolutiva por Carretero et al. (1999) y Rodríguez et al. (2016).

El último es la curvatura medio-lateral de la diáfisis, la cual es mayor en *Ar. ramidus* (White et al., 2009), *Au. anamensis* (KNM-ER 20419; Heinrich et al., 1993) y *Au. sediba* (MH2; Churchill et al., 2013), pero no en *Au. afarensis* (A.L. 288-1;

Johanson et al., 1982). También se ha observado esa curvatura bien definida en la población de la Sima de los Huesos (Arsuaga et al., 2015; Rodríguez et al., 2016) y en los Neandertales (Vandermeersch y Trinkaus, 1995; De Groote, 2011). La mayor curvatura en la mayoría de las formas australopitecinas indicaría un estado primitivo del carácter, mientras que su ausencia en el espécimen de *Au. afarensis* podría indicar la variabilidad del carácter. Sin embargo una diáfisis recta o con una curvatura menos marcada se ha observado en *H. antecessor* y en los humanos anatómicamente modernos (Carretero et al., 1999), por lo que una diáfisis más recta sería el carácter derivado.

Según lo expuesto anteriormente, la extremidad superior de *H. sapiens*, se define por una región distal del húmero y una la forma de la cabeza humeral primitivas, mientras que la orientación de la cabeza humeral junto con todos los caracteres definidos para el antebrazo presentan una configuración derivada. Mientras que los Neandertales se caracterizan por una anatomía del húmero derivada y una anatomía del antebrazo primitiva.

Toda la discusión acerca de la polaridad de rasgos del húmero se tratará ampliamente en el capítulo V, mientras que la de la ulna y del radio se desarrollará en el capítulo VI.

I.3 Lateralidad manual y lateralidad humeral.

En el campo de la evolución humana hay un gran interés sobre el origen de la lateralidad manual, la cual se habría podido relacionar con la liberación del miembro superior de la locomoción y con el origen del uso de herramientas (Frost, 1980; Westergaard et al., 1998)

Los humanos anatómicamente modernos son los únicos representantes actuales del orden Primates que tienen lateralidad manual, esto es una preferencia por el uso de una mano respecto a la otra para realizar diferentes tareas (Schultz, 1937; McGrew y Marchant, 1997; Auerbach y Ruff, 2006; Blackburn, 2011). Un gran número de estudios han establecido que la mayoría de los humanos anatómicamente modernos son diestros (preferencia de la mano derecha sobre la izquierda) en un porcentaje que oscila entre un 70 y un 98% en función de la población (Annett, 1970; 2002; McManus, 1979; Porac et al., 1980; 1986; Perelle y Ehrman, 1994; Marchant et al., 1995; Marchant y McGrew, 1998; Singh et al., 2001; Faurie et al., 2005). Sin embargo, varios trabajos realizados a través de la visualización de los grandes simios, han demostrado que estos no tienen una preferencia manual para realizar las diferentes actividades diarias (McGrew y Marchant, 1997; Fletcher y Weghorst, 2005; Papademetriou et al., 2005; Mosquera et al., 2007; Cashmore et al., 2008).

Conocer el origen de esta lateralidad manual en el linaje hominino es una de las cuestiones que más han interesado a la arqueología y la paleoantropología. El grupo de homininos fósiles más estudiado es el de los Neandertales, debido a que es el grupo del que se ha recuperado un mayor registro fósil y porque en ocasiones se han encontrado diferentes elementos correspondientes a un mismo individuo. Además se han realizado estudios concretos en algunos homininos más antiguos como en KNM-WT 15000 (*H. ergaster*), el cual se ha determinado como diestro mediante el estudio de la extremidad superior (Walker y Leakey, 1993); y en el yacimiento de Boxgrove (Reino Unido, 500.000 años; Wenban-Smith, 1997; Roberts y Parfitt, 1999) donde se ha determinado la presencia de homininos diestros por el estudio de la dispersión *in situ* de restos de talla.

Diferentes estudios han concluido que la lateralidad manual puede inferirse a partir de los patrones de lateralidad observados en la extremidad superior (Hawkey y Merbs, 1995; Uomini, 2011; Villote y Knüsel, 2013). Esto se debe a que, a lo largo de la vida de un individuo, la morfología del miembro superior se modifica debido a las diferentes presiones musculares asociadas a los diferentes patrones de actividad, los cuales van a producir modificaciones asimétricas en el esqueleto (Krahl et al., 1994; Hawkey y Merbs, 1995; Steele, 2000; Bass et al., 2002; Lazenby, 2002; Kontulainen et al., 2003; Shaw y Stock 2009a, b; Uomini, 2011). Así, un mayor uso de un músculo puede provocar un incremento del contenido mineral del área de inserción en el hueso, de su densidad y de su sección transversal (Haapasalo et al., 1996).

Tradicionalmente, los patrones de lateralidad de la extremidad superior se han analizado mediante el tamaño, la sección transversal y los marcadores de estrés musculoesqueléticos. Un individuo diestro se asocia con un brazo de mayor tamaño y mayor desarrollo de los marcadores musculoesqueléticos (Schultz, 1937; Thould y Thould 1983; Constandse-Westermann y Newell 1989; Reichel et al., 1990; Trinkaus et al., 1994; Steele y Mays 1995; Churchill y Formicola, 1997; Wilckzak, 1998; Mays, 1999; Cuk et al., 2001; Lazenby, 2002; Auerbach y Ruff, 2006; Sládek et al., 2007; 2016; Weiss, 2009; Blackburn, 2011).

Diferentes estudios sobre la lateralidad del miembro superior han concluido que el húmero es la región que presenta una mayor asimetría (Cuk et al., 2001; Cashmore et al., 2008; Kanchan et al., 2008), por eso en esta tesis nos hemos centrado en este elemento óseo para estudiar la lateralidad. Los estudios de lateralidad humeral realizados en diferentes poblaciones (Mays, 1999; Cuk et al., 2001; Auerbach y Ruff, 2006; Sládek et al., 2007; 2016; Weiss, 2009; Blackburn, 2011) han mostrado, de

manera general, que el húmero derecho tiene una mayor longitud y una mayor robustez que el húmero izquierdo y que la diáfisis es la región del húmero más variable. Con estos datos se ha interpretado que la presencia de un húmero derecho de mayor tamaño que el izquierdo en un mismo individuo nos estaría indicando que nos encontramos con una gran probabilidad ante un individuo diestro.

El estudio de la lateralidad manual en los Neandertales se ha llevado a cabo mediante diferentes métodos como las marcas observadas en la industria lítica debidas al proceso de producción, acabado y utilización (Semenov, 1964; Ahern et al., 2004), la asimetría esquelética de la extremidad superior (Schultz, 1937; Trinkaus et al., 1994; Vandermeersch y Trinkaus, 1995; Haapasalo et al., 1996; Steele, 2000; Schmitt et al., 2003; Steele y Uomini, 2005; entre otros), estudios de estriaciones dentales (Trinkaus, 1983; Bermúdez de Castro et al., 1988; Lalueza-Fox y Frayer, 1997; Estalrich y Rosas, 2013) y estudiando la asimetría endocraneal (LeMay, 1976; Holloway y Delacoste-Lareymondie, 1982; Bruner, 2003; Holloway et al., 2009, entre otros). Con todos estos métodos se ha concluido que la mayoría eran diestros. Actualmente, solo tres individuos se han considerado zurdos: Krapina (KDP 4), Hortus (Hortus VII) (Frayer et al., 2011) y Vergisson 4 (Vg 4-83) (Condemi et al., 2017), lo cual demuestra una proporción de diestros muy similar a la observada en las poblaciones humanas modernas (Uomini, 2011; Volpato et al., 2012; Condemi et al., 2017).

Actualmente, hay pocos estudios basados en la lateralidad humeral de los Neandertales (Ben-Itzhak et al., 1988; Trinkaus et al., 1994; Vandermeersch y Trinkaus, 1995; Cashmore et al., 2008; Volpato et al., 2012) debido al estado fragmentario de los fósiles y/o a la dificultad de asignar los elementos aislados a un mismo individuo, todos ellos se basan en medidas antropométricas clásicas y en el análisis de la sección transversal. Uno de los estudios en los que se ha empleado un mayor número de muestra

es el de Trinkaus et al. (1994), en el que se concluye que todos los analizados son diestros y que su patrón de asimetría es mayor que en los humanos anatómicamente modernos, conclusiones muy similares a las obtenidas por Ben-Itzhak et al. (1988), a las que incluye una asimetría mucho más marcada en los Neandertales masculinos que en los femeninos.

Los patrones de lateralidad humeral en los humanos anatómicamente modernos y en los Neandertales serán tratados en el capítulo VII de la presente tesis.

I.4 Los homínidos y el último antepasado común *Pan/Homo*

I.4.1 Los homínidos

La tribu Hominini, los homínidos, es el grupo de primates en el que se incluyen los humanos anatómicamente modernos y todos sus antepasados directos que no lo son del chimpancé. Los más antiguos se encuentran en torno a los 6 Ma (Goodman et al., 1998), tras la divergencia con la rama evolutiva del chimpancé y se caracterizarían principalmente por presentar algún tipo de locomoción bípeda. Por lo que los humanos modernos y los chimpancés compartieron un antepasado común y un mismo modo de locomoción.

Las primeras formas consideradas como homínidos, por presentar algunos caracteres que indican la presencia de bipedalismo son: *Sahelanthropus tchadensis* (6-7 Ma; Chad; Brunet et al., 2002), *Orrorin tugenensis* (6 Ma; Kenia; Senut et al., 2001; Richmond y Jungers, 2008) y *Ardipithecus kadaba* (5,8-5,2Ma; Etiopía; Haile-Selassie, 2001). El primer primate en el que su adscripción a los homínidos no deja lugar a dudas es *Ardipithecus ramidus* (4,4Ma; Etiopía; White et al., 1994; Lovejoy et al., 2009; White et al., 2009).

En cronologías posteriores, se han encontrado los homininos definidos como *Australopithecus*, en el que se engloba a un gran número de especies, distribuidas por Etiopia, Tanzania, Kenia, Chad y Sudáfrica, con una cronología de 4,2-2 Ma. Las evidencias encontradas en las diferentes especies indican una locomoción bípeda pero con algunos caracteres que reflejarían algún tipo de comportamiento arbóreo (Dart, 1925; Johanson et al., 1982; Brunet et al., 1995; Leakey et al., 1995; 2001; Asfaw et al., 1999; Berger et al., 2010).

Otro género que forma parte de los homininos es el de *Paranthropus*, es un género que engloba las especies consideradas como robustas, las cuales tienen una cronología de 2,7-1Ma y se distribuyen por Etiopía, Kenia, Tanzania, Malawi y Sudáfrica. Su esqueleto postcraneal está mucho menos representado que el de los australopitecinos, pero se ha determinado que practicaban la locomoción bípeda (Tobias, 1967; Rak and Kimbel, 1991; Susman, 1991; 1994; Domínguez-Rodrigo et al., 2013).

Finalmente, se encuentra el género *Homo*. Su registro fósil comienza en el Pleistoceno Inferior, hace unos 2 millones de años y llega hasta la actualidad. Este género se encuentra distribuido por todo el planeta y hay evidencias de haber realizado diferentes salidas del continente africano y de haber llegado a diferentes regiones de Eurasia. Existe una controversia en cuanto a la adscripción de las primeras formas de este género (*H. habilis*; Leakey, 1971; *H. rudolfensis*; Wood, 1991 y *H. gautengensis*; Curnoe, 2010), debido a que presentan tanto caracteres que indican una marcha bípeda como caracteres que sugerirían algunas capacidades suspensorias, por lo que algunos autores proponen incluirlos dentro del género *Australopithecus* (Wood y Collar, 1999a,b), mientras que otros defienden su inclusión en este género *Homo* (Holliday, 2012). A pesar de las discrepancias de estas especies, las demás especies se

caracterizan, de manera general, por una mayor capacidad craneana y una cara más pequeña y menos prognata, un tronco estrecho y corto con una extremidad superior corta en comparación con la longitud del miembro inferior (Leakey et al., 1969; Brown et al., 1985; Walker y Leakey, 1993; Bermúdez de Castro et al., 1997; Green et al., 2010; Reich et al., 2010; Berger et al., 2015). Además este género se caracteriza por la habilidad de fabricar industria lítica (Ambrose, 2001).

I.4.2 El orden Primates

El determinar la anatomía y la locomoción del último antepasado común (UAC) entre los humanos modernos y los grandes simios africanos, concretamente con el chimpancé, ha sido uno de los principales temas de estudio en el campo de la paleoantropología. Clásicamente, estos estudios se han centrado principalmente en la comparación de los homínidos con otros miembros de la superfamilia Hominoidea, por su proximidad filogenética. Sin embargo, estudios actuales han observado que los hominoideos presentan unas morfologías muy especializadas y que, por tanto, no reflejarían la morfología del último antepasado común *Pan/Homo* (Larson, 1998; Almécija et al., 2013; 2015; Young et al., 2015; Machnicki et al., 2016), por esto, estos trabajos incluyen un mayor número de grupos del orden Primates para tratar de reconstruir la morfología del último antepasado común.

A continuación se presenta un breve repaso sobre la variabilidad de tamaño, forma y modos locomotores del orden Primates. En cuanto al tamaño, los primates actuales tienen un rango de variación muy amplio, desde el lémur ratón o el tití pigmeo que pesan menos de 100 gramos, a un gorila macho con una masa corporal de unos 200 Kg (Fleagle, 2013). Sin embargo, como grupo, se encuentran en un rango de tamaño medio entre los mamíferos (Fleagle, 2013).

En lo referente a la forma corporal, este orden se divide en dos grupos:

Pronógrado. Forma corporal de todos los primates excepto de los hominoideos, se caracteriza por un tórax ancho dorsoventralmente y estrecho mediolateralmente, y las escápulas en posición lateral haciendo que la articulación del hombro tenga una orientación anterior (Aiello y Dean, 1990).

Ortógrado. Define a los hominoideos y se caracteriza por un tórax ancho mediolateralmente, aplanado dorsoventralmente, y con la escápula en posición dorsal haciendo que la articulación del hombro quede en posición lateral (Aiello y Dean, 1990).

Los primates presentan una gran variabilidad de modos de locomoción, (Hunt et al., 1996; Fleagle, 2013; Ankel-Simons, 2007; Schmidt, 2011), los más generales son:

Leaping. Utilizado por las especies arbóreas para moverse entre sustratos discontinuos. Este modo de locomoción consiste en cruzar distancias mediante vuelo libre (salto) entre sustratos verticales, horizontales o inclinados propulsándose con las extremidades posteriores (Hunt et al., 1996; Schmidt, 2011; Fleagle, 2013; Figura 5A).

Cuadripedalismo arbóreo. Es la locomoción más común entre los primates actuales. Consiste en el avance por una red de ramas sobre las cuatro extremidades, presentando numerosas variantes (Fleagle, 2013; Schmidt, 2011; Figura 5B).

Cuadripedalismo terrestre. Es el modo locomotor de algunos de los primates del Viejo Mundo de gran tamaño como los papiones o los mandriles. Consiste en el avance sobre las cuatro extremidades por el suelo (Fleagle, 2013; Schmidt, 2011; Figura 5C).

Knuckle-walking o nudilleo. Locomoción exclusiva de los grandes simios africanos, en la cual, las extremidades anteriores se apoyan en el suelo a través de la cara dorsal de las falanges intermedias (Hunt et al., 1996; Fleagle, 2013; Schmidt, 2011). Cabe remarcar que el nudilleo llevado a cabo por gorilas y chimpancés no es idéntico (Figura 5D).

Climbing o escalada. Es un modo de locomoción que se observa en todos los primates. Consiste en ascender o descender de los soportes arbóreos con las cuatro extremidades (Hunt et al., 1996; Schmidt, 2011; Figura 5E).

Suspensión. La suspensión se puede llevar a cabo en diferentes variantes. Suspensión cuadrúpeda, donde el desplazamiento se produce por debajo de las ramas empleando las cuatro extremidades con una postura pronógrada invertida, típica de lorísidos y atélidos (Hunt et al., 1996; Fleagle, 2013; Figura 5F). Y suspensión bimanual, que se caracteriza por la progresión por debajo del soporte arbóreo empleando la extremidad anterior, y permite a las especies más grandes desplazar su peso entre pequeños soportes (empleada por grandes simios y algunos atélidos) (Larson y Stern, 1986; Hunt et al., 1996; Fleagle, 2013; Figura 5G). La suspensión bimanual engloba un tipo especial de locomoción, la braquiación, la cual es exclusiva de los hilobátidos y se caracteriza por una fase de vuelo libre, una fase de agarre al sustrato, y por una oscilación del cuerpo marcada (Fleagle, 2013; Figura 5H).

Bipedalismo. Es el modo de locomoción exclusivo de la especie humana y consiste en el desplazamiento únicamente con las extremidades posteriores (Fleagle, 2013; Figura 5I).

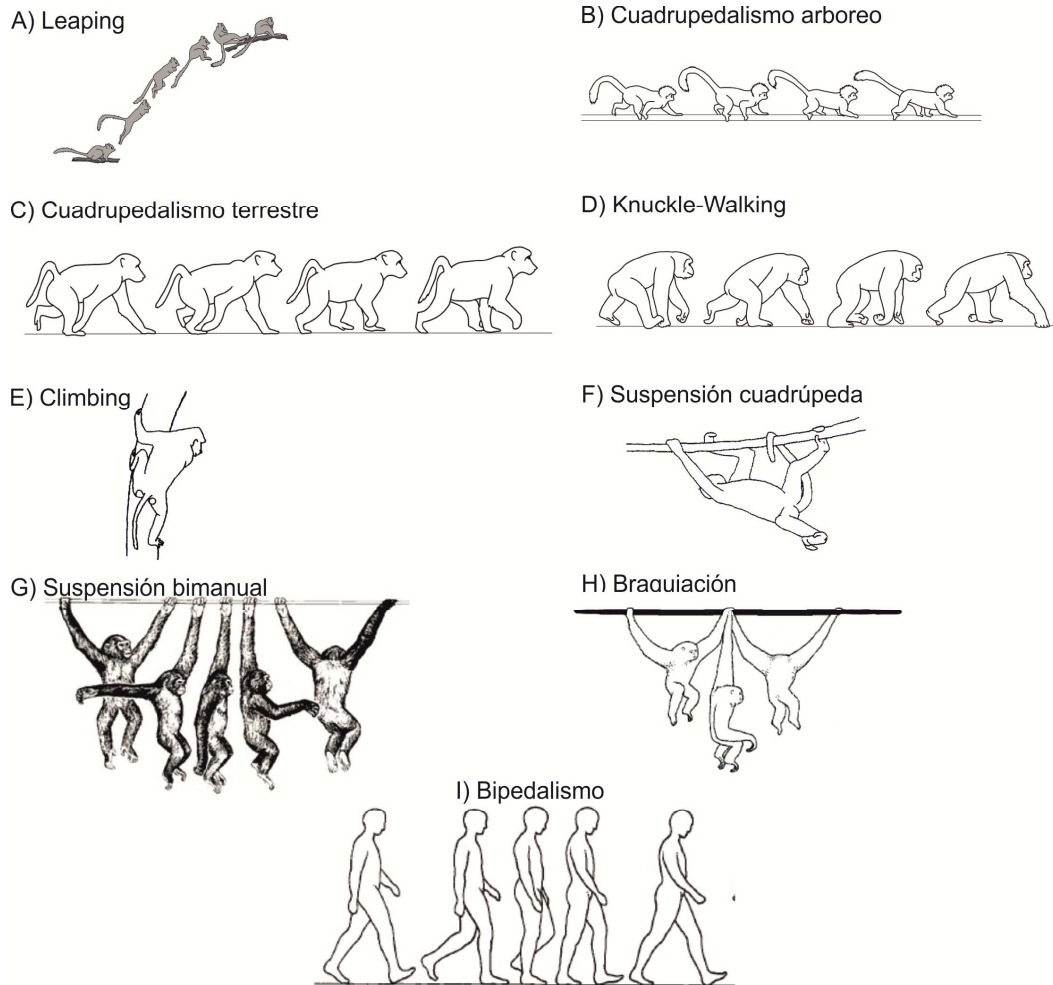


Figura 5. Principales modos de locomoción de los primates (A, B, C, D adaptada de Schmidt, 2011; E, F adaptada de Hunt et al., 1996; G adaptada de Larson y Stern, 1986; H, I adaptada de Aiello y Dean, 1990).

Esta gran variabilidad, de formas, tamaños y modos de locomoción, ha dado lugar a un gran número de clasificaciones taxonómicas en este orden, basadas en datos morfológicos y/o moleculares. Una primera clasificación, propuesta por Simpson (1945; 1961), dividía el orden Primates en el suborden Prosimii (infraordenes Lemuriformes, Lorisiformes y Tarsiiformes) y en el suborden Anthropeidea (superfamilias Ceboidea, Cercopithecoidea y Hominoidea). Además, la superfamilia Hominoidea se dividía en la familia Pongidae (gibones, orangutanes, gorilas y chimpancés) y la familia Hominidae (exclusiva para los humanos). En los años 60, Goodman (1962) mostró que los grandes simios africanos estaban filogenéticamente más próximos a los humanos modernos que a los orangutanes, por lo que los grandes simios africanos fueron agrupados en la

familia Hominidae. Posteriormente, Aiello (1986) y Fleagle (1988) plantearon que el orden Primates se dividiera en Strepsirhini (Lemuriformes y Lorisiformes) y Haplorhini (Tarsiiformes y Anthropoidea), y Simons y Rasmussen (1989) dividieron a los Anthropoidea en dos infraordenes: Platyrrhini (monos del nuevo mundo) y Catarrhini (monos del viejo mundo y hominoideos), además dividieron a los Hominoidea en simios menores (Hylobatidos) y grandes simios (orangutanes, gorilas, chimpancés y humanos). Pero seguían sin resolver el clado grandes simios-humano.

Con el inicio de las técnicas moleculares, algunas de las ambigüedades observadas por las clasificaciones morfológicas han sido resueltas. Koop et al. (1989) y Goodman et al. (1989) observaron una separación entre el orangután y el resto de grandes simios, quedando la tricotomía *Gorilla-Pan-Homo*. La tricotomía fue resuelta por Goodman et al. (1990) obteniendo la siguiente clasificación de la superfamilia Hominoidea:

Familia Hominidae

Subfamilia Hylobatinae -> *Hylobates*

Subfamilia Homininae

 Tribu Pongini -> *Pongo*

 Tribu Hominini

 Subtribu Gorillina -> *Gorilla*

 Subtribu Hominina -> *Pan*

 -> *Homo*

I.4.3 Modelos de reconstrucción del último antepasado común *Pan/Homo*

Históricamente se han propuesto diferentes modelos para explicar el origen de la locomoción bípeda así como para la reconstrucción del último antepasado común, según Crompton et al. (2008) estos se agrupan en cuatro modelos:

Modelo braquiador: Keith (1923) propone un escenario en el que un primate pronógrado y arbóreo, da lugar a un gibón pequeño de cuerpo ortógrado y braquiador, de los que surgen los simios ortógrados y arbóreos con un plan corporal similar al de los "trogloditas", algunos de los cuales se adaptaron al bipedalismo terrestre. Una variante a este modelo es el propuesto por Tuttle (1969a) que propone que el bipedalismo surgió a partir de la etapa "hylobatiana".

Modelo chimpancé (Washburn 1963). Este modelo se planteó por los análisis moleculares y genéticos que demuestran que el chimpancé es el homínido más cercano al humano desde un punto de vista genético. Además se apoyan en el modelo "troglodita" propuesto por Keith (1923), puesto que la aparición del bipedalismo no podría haber surgido a partir de una forma exclusivamente arbórea.

Modelo de escalada vertical: modelo defendido por Prost (1980), en el que propone que la escalada vertical de los simios africanos es cinemáticamente más similar al bipedalismo de los humanos modernos que a su locomoción bípeda ocasional. Concretamente, Fleagle et al. (1981) concluyeron que la escalada vertical es un comportamiento locomotor desarrollado por los primates no humanos que podría llevar a la musculatura de la extremidad inferior a una pre-adaptación a la locomoción bípeda, mientras que los movimientos musculares atribuidos a la braquiación en la extremidad superior también se dan en la escalada vertical.

Modelo ortógrado ancestral: construido por Stern (1975) en base el modelo de Tuttle (1969a). Este modelo sugiere que a partir de la comparación de los hominoideos actuales la forma que da lugar al origen del bipedalismo apunta a un simio que emplea su extremidad anterior de manera muy similar al orangután y con un miembro inferior algo más similar a un cuadrúpedo que a *Pongo*. Además proponen un cuerpo más

pequeño que aun no había alcanzado el tamaño necesario para abandonar el cuadrupedalismo arbóreo.

A pesar de la gran cantidad de modelos planteados, actualmente están a debate como los más plausibles, el modelo chimpancé, el modelo orangután, y el nuevo modelo arbóreo generalizado.

El modelo chimpancé, defendido por Gebo (1996), Richmond et al. (2001), Wrangham y Pilbeam (2002) y Young et al. (2015), entre otros, sugiere que el último antepasado común *Pan / Homo* presentaba una morfología y un patrón locomotor similar al chimpancé. Este modelo se propone por dos motivos principales. En primer lugar, por la proximidad filogenética entre el humano anatómicamente moderno y el chimpancé, lo que implica que compartieron una morfología común antes de su divergencia. Y en segundo lugar, porque *Pan* y *Gorilla* comparten un mismo modo de locomoción terrestre, el nudilleo o knuckle-walking. Desde una perspectiva filogenética estos son los primates más cercanos a los humanos anatómicamente modernos, y por tanto el modelo más parsimonioso indicaría que el último antepasado común compartiría el mismo modo de locomoción. Además, hay una serie de caracteres anatómicos que estos grandes simios africanos comparten con los humanos modernos, como son la alta torsión humeral, una cabeza humeral globosa que sobresale de los tubérculos y la fusión del hueso central con el escafoides. Por todo esto, este modelo sugiere que el bipedalismo evolucionó de un modo locomotor similar al de los chimpancés caracterizados por el nudilleo junto con la suspensión y la escalada vertical.

El modelo orangután ha sido defendido por Crompton et al. (2008), Thorpe y Crompton (2006) y Thorpe et al. (2007). En este modelo se plantea que el bipedalismo debió emerger en un contexto arbóreo. Esto se sostiene por el gran número de estudios

de reconstrucción ambiental asociado con *Ardipithecus ramidus* (4.4Ma; White et al., 2009), *Australopithecus anamensis* (4Ma; Ward et al., 1999) y *Au. afarensis* (2.6 Ma; Kovarovic and Andrews, 2007), donde parece claro que los primeros homininos ocupaban ambientes arbolados. Además, este modelo también se basa en el amplio rango de modos locomotores que presentan los orangutanes, como el cuadrupedalismo arbóreo, la suspensión pronógrada o el bipedalismo asistido por las manos. En este último, los orangutanes realizan la extensión completa de la extremidad inferior siendo esta extensión muy similar a la de los humanos modernos, por lo que se plantea que un patrón de locomoción similar al del orangután sería una buena aproximación para reconstruir las primeras etapas del bipedalismo y la anatomía del último antepasado común.

Por último, el modelo arbóreo generalizado , propuesto por Lovejoy et al. (2009) y White et al. (2009), tras el descubrimiento de *Ardipithecus ramidus* (4.4 Ma; Etiopia). Este descubrimiento proporcionó la primera evidencia fósil de un cuerpo prácticamente completo que se acerca temporal y anatómicamente al último antepasado común que comparten los chimpancés y los humanos anatómicamente modernos. Este modelo plantea que la anatomía del último antepasado común sería la de un simio con un plan corporal ortógrado, con una baja torsión humeral y una gran movilidad de la articulación del hombro. Su codo presenta una anatomía típica de hominoideo, lo cual permite su completa extensión; sus falanges son similares a las de un gorila, pero los carpos y los metacarpianos tienen características de cuadrúpedo; su pie tiene una estructura similar al de los primates arbóreos con el primer dedo con completa abductibilidad. Sin embargo presenta también algunos caracteres que indican algún tipo de adaptación al bipedalismo y su pelvis superior tiene características necesarias para una locomoción bípeda, mientras que la inferior tiene una anatomía más relacionada con

el cuadrupedalismo. Es decir que nos encontramos ante un espécimen que presenta un mosaico de caracteres y por esto se define su patrón locomotor de multigrado (White et al., 2015). *Ar. ramidus* presenta un tronco y un esqueleto apendicular que no está tan adaptado a la suspensión bimanual como los grandes simios actuales. Se considera que esta especie podía desplazarse mediante un agarre múltiple en las ramas con manos y pies, y sus desplazamientos combinaban posturas ortógradas y pronógradas en función del soporte. Así como también podían realizar escalada versátil y pausada, mientras que en el suelo se desplazaba con una forma de bipedalismo.

Este último modelo, se ha visto reforzado por trabajos realizados sobre la evolución de diferentes regiones anatómicas, como las manos (Almécija et al., 2015), el fémur (Almécija et al., 2013), la pelvis (Machnicki et al., 2016) y la cabeza humeral junto con la glenoide escapular (Arias-Martorell, et al., 2015), mientras que otros trabajos sobre la escápula defienden el modelo chimpancé (Young et al., 2015).

El estudio de la extremidad superior dentro del orden primates, así como la reconstrucción del último antepasado común, se tratan en el capítulo VIII.

CAPÍTULO II: OBJETIVOS E HIPÓTESIS DE TRABAJO

En esta tesis se estudia la evolución de los elementos óseos del brazo y del antebrazo de los homíninos. Para poder estudiar un tema tan amplio, la tesis se ha dividido en tres bloques de estudio: el estudio de la polaridad de rasgos de los elementos a estudiar, sus patrones de lateralidad y finalmente la reconstrucción de la anatomía del último antepasado común que compartimos con el chimpancé.

En el primer bloque de estudio se pretende contribuir al debate sobre la polaridad de rasgos en los diferentes elementos óseos del brazo y del antebrazo dentro de los homíninos, para ello se toma como morfología primitiva la de los primeros homíninos representados por *Australopithecus*, *Paranthropus* y los primeros representantes del género *Homo*. Las investigaciones previas donde se han utilizado técnicas de morfometría geométrica tridimensional (Lague y Jungers, 1999; Bacon, 2000; Arias-Martorell et al., 2012; Holliday y Friedl, 2013; De Groote, 2011) y métodos antropológicos clásicos (Carretero et al., 1997; Rodríguez et al., 2016) han demostrado su utilidad para caracterizar las diferencias morfológicas en estas regiones anatómicas. Es por esto que en este trabajo se combinan estos dos métodos para realizar un amplio análisis comparativo de la extremidad superior de los homíninos.

Concretamente, se pretende profundizar en el análisis del fenotipo Neandertal. El cual se ha considerado exclusivo de esa especie durante mucho tiempo y su comparación con los humanos anatómicamente modernos ha sido de gran interés. El

descubrimiento de los restos de los homínidos del Pleistoceno Medio de la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Burgos, España), considerados antepasados de los Neandertales, muestra que la mayoría de los caracteres considerados exclusivos de *H. neanderthalensis* ya se encontraban presentes en poblaciones previas y, además, algunos de esos caracteres han sido descritos en *H. antecessor*. Todo esto hace plantearse cuál es el origen de los caracteres Neandertales. Para ahondar en ello, se incluye la colección inédita de húmero, ulna y radio de *H. neanderthalensis* del yacimiento de El Sidrón (Asturias, España; Rosas et al., 2013a). Con ello se pretende conocer el estado derivado o primitivo de los caracteres del brazo y del antebrazo, así como considerar si esta región anatómica se comporta como un conjunto de rasgos independientes o forman parte de un sistema anatómico más general. Para abordar este primer objetivo, se plantean las siguientes hipótesis de trabajo:

Hipótesis 1: Los fósiles del yacimiento de El Sidrón muestran el conjunto de características establecidas como Neandertales.

Hipótesis 2: La muestra de El Sidrón presentan una baja variabilidad morfológica intragrupal, ya que estos individuos derivan de una unidad biológica con lazos familiares (Rosas et al., 2006a; Lalueza-Fox et al., 2012a; Dean et al., 2013; Rios et al., 2015).

Para definir la polaridad de rasgos del miembro superior, y basándonos en las conclusiones de trabajos previos (Carretero et al., 1997; Yokley y Churchill, 2006; McHenry y Brown, 2008; De Groote, 2011; Arsuaga et al., 2015; Rodríguez et al., 2016) se proponen las siguientes hipótesis:

Hipótesis 3: El húmero distal de los humanos modernos presentan una configuración primitiva frente a la condición derivada que define a los Neandertales.

Bajo esta hipótesis, se espera una mayor similitud entre los humanos anatómicamente modernos y los homínidos más primitivos, así como una ocupación distintiva en el morfoespacio por parte de los Neandertales.

Hipótesis 4: La ulna conserva una anatomía primitiva en todos los homínidos, con la excepción de *H. sapiens*, por lo que es de esperar que las ulnas de los Neandertales se localicen cerca de los demás homínidos en el morfoespacio. En el caso del radio, al tener un registro fósil más fragmentado y escaso, se explorará si también se observa esa misma distribución.

Seguidamente, se pretende definir si las características del brazo se consideran como elementos aislados o como parte de un sistema más integrado. Puesto que el húmero distal de los humanos anatómicamente modernos presenta características primitivas y su antebrazo se considera principalmente derivado, mientras que en los neandertales se ha definido un patrón opuesto, se plantea la siguiente hipótesis:

Hipótesis 5: Los diferentes elementos óseos se comportan como regiones aisladas y no como parte de un sistema integrado.

El segundo bloque de estudio de esta tesis está relacionado con el origen de la lateralidad manual, diferentes estudios de lateralidad en la extremidad superior han mostrado que la región más asimétrica es el húmero (Cuk et al., 2001; Kanchan et al., 2008). Sobre este elemento óseo se originan y se insertan un gran número de músculos que van a dar lugar a los movimientos del hombro, al codo, a la muñeca y a algunas de las articulaciones de la mano, lo cual implica que el bloque muscular del brazo trabaja en la gran mayoría de los movimientos de la extremidad superior. Así pues, determinar los patrones de lateralidad en el húmero, tanto en poblaciones actuales como en restos fósiles, tiene un gran interés porque permite inferir diferentes patrones de actividad. En

esta tesis se emplean, por primera vez, técnicas de morfometría geométrica tridimensionales para estudiar la lateralidad de una región anatómica. Con esta metodología se espera extraer más información sobre los patrones de lateralidad en una población actual de *H. sapiens* y en un conjunto de fósiles neandertales. Se plantean las siguientes hipótesis de trabajo:

Hipótesis 6: En los individuos diestros, los húmeros derechos tienen un mayor tamaño y unas marcas de estrés musculoesqueléticas mayores.

Hipótesis 7: Los patrones de lateralidad están más marcados en los especímenes masculinos en las poblaciones anatómicamente modernas, como se ha concluido en diferentes trabajos previos (Wilczak, 1998, Cuk et al., 2001, Auerbach y Ruff, 2006).

En segundo lugar, la lateralidad humeral en Neandertales ha sido estudiada principalmente a través del espesor de la sección cortical (Ben-Itzhak et al., 1988; Trinkaus et al., 1994), donde se ha observado un patrón de lateralidad con un mayor desarrollo del húmero derecho y una asimetría mayor que la observada en los humanos anatómicamente modernos, lo que podría estar relacionado por los diferentes patrones de comportamiento entre los Neandertales y los humanos anatómicos modernos. Por ello se plantea la siguiente hipótesis:

Hipótesis 8: Los Neandertales presentan lateralidad humeral, con un mayor desarrollo del húmero derecho y con una mayor diferencia que *H. sapiens*.

El tercer y último bloque de estudio en esta tesis es la reconstrucción de la anatomía del último antepasado común *Pan/Homo*. La aparición del bipedalismo en los homínidos es un tema ampliamente estudiado, que suscita un gran interés y un gran número de trabajos han tratado de reconstruir la anatomía del último antepasado común

Pan/Homo. Clásicamente estos trabajos se centraban en la comparación de los humanos anatómicamente modernos con los grandes simios, pero estudios actuales han mostrado que estos grandes simios presentan una morfología muy específica relacionada con sus patrones de locomoción. Por esto en esta tesis se estudia la anatomía de la extremidad anterior mediante técnicas de morfometría geométrica en un contexto comparativo amplio, que incluye a representantes de las familias Cercopithecidae y Hominidae, además se incluyen diferentes homininos fósiles para tratar de inferir la anatomía de la extremidad superior del último antepasado común y los posibles caracteres que se han mantenido. La hipótesis a testar es:

Hipótesis 9: Existen diferencias morfológicas en la región anatómica que se estudia entre las familias Cercopithecidae y Hominidae debidas a los patrones locomotores.

Además, Holliday y Friedl (2013), comparando la morfología del húmero de la superfamilia Hominoidea, plantean que las diferencias anatómicas observadas en los diferentes géneros de esta superfamilia se deben, o bien a la retención de caracteres anatómicos que estaban presentes en un hominoideo ancestral y han evolucionado gradualmente en las diferentes especies, o bien a las diferentes especializaciones asociadas con la locomoción. Es por esto por lo que se plantea la siguiente hipótesis:

Hipótesis 10: Las diferencias anatómicas en el brazo y en el antebrazo se explican principalmente por la retención de caracteres anatómicos que estaban presentes en un hominoideo ancestral.

Por último, en función de los resultados obtenidos en esta tesis, se presenta una aproximación a la anatomía de la extremidad superior y el patrón locomotor del último antepasado común *Pan / Homo*.

CAPÍTULO: III METODOLOGÍA

III.1 Morfometría geométrica

La Morfometría Geométrica (MG) es un conjunto de métodos de cuantificación de la forma de una estructura anatómica basada en el estudio de las configuraciones geométricas, capturadas mediante un conjunto de puntos anatómicos de referencia o landmarks (lm). Este método permite comparar la variación del tamaño y la forma de un objeto de manera independiente, a través de un conjunto de métodos de superposición y análisis geométricos, donde la relación espacial entre los landmarks de un objeto siempre se conserva a lo largo de todos los análisis permitiendo visualizar los resultados obtenidos en dos o tres dimensiones (2D o 3D) (Klingenberg, 1998; Zelditch, et al., 2004).

Esta metodología reúne un conjunto de ventajas a la hora de visualizar e interpretar los resultados, como separar las variables de forma y tamaño para realizar análisis de manera independiente, permite analizar la forma en 3 dimensiones, posibilita aplicar métodos cuantitativos sobre la forma y facilita que las diferencias de forma puedan ser visualizadas a partir de las ilustraciones de los diferentes programas informáticos, lo que proporciona información acerca de los cambios morfológicos sobre su contexto anatómico (Zelditch, et al., 2004).

En morfometría geométrica la forma general de un objeto (en inglés "form") se descompone en el tamaño y en la forma propiamente dicha (en inglés "shape"). Esta última se define como toda la información geométrica que permanece una vez

eliminados los efectos de traslación, rotación, escalado y reflexión, los cuales se definirán en un apartado posterior (Zelditch, et al., 2004), donde las posiciones relativas entre los landmarks no varían, pero sí la posición absoluta. En morfometría geométrica es con la forma "shape" con la que se trabaja.

El tamaño en esta metodología se define como una medida independiente de la forma y se estima a través del Centroid Size (CS), el cual se define como la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado entre cada landmark y el punto central de cada objeto (centroide). Este centroide resulta de la media de las coordenadas de todos los landmarks en los ejes X, Y y Z (Zelditch et al., 2004).

Los landmarks son puntos anatómicos de referencia definidos por unas coordenadas cartesianas en 2D o 3D que se corresponden con la posición de un rasgo anatómico concreto. Las características que definen a los landmarks son: la homología de sus puntos (se encuentran en todos los especímenes del estudio), no alteran sus posiciones topológicas con respecto a otros puntos (la posición relativa de los landmarks tiene que ser estable y no haberse visto alterada), proporcionan una cobertura adecuada de la morfología, se pueden encontrar repetidamente y fiablemente, y se localizan dentro del mismo plano (Zelditch et al., 2004).

La primera clasificación de landmarks fue realizada por Bookstein (1991), el cual definió tres tipos de landmarks:

- Tipo I: son puntos matemáticos cuya homología entre individuos se respalda por una solida evidencia ya que se encuentran en una estructura anatómica claramente definida, como la intersección de las suturas craneanas, la yuxtaposición de tejidos o la inserción de una aleta.

- Tipo II: son puntos matemáticos cuya homología entre individuos se respalda únicamente por la geometría y no por la evidencia atómica, se localizan en una estructura específica, pero no están tan claramente definidos como los de tipo I, son por ejemplo los puntos de máxima o mínima curvatura.

- Tipo III: son puntos localizados a lo largo de un contorno o entre dos landmarks matemáticos puesto que no están definidos por ninguna estructura concreta, son puntos que se definen por otros landmarks, como un punto medio o el diámetro máximo.

- Semilandmark: son landmarks no anatómicamente homólogos que definen el contorno o la curva de una superficie donde no se pueden localizar puntos matemáticos.

Para comparar un conjunto de configuraciones de landmarks se emplean los métodos de superposición, existen diferentes métodos, pero el más utilizado y que se ha empleado en esta tesis es el Partial Procrustes Superimposition.

Este método se basa en minimizar las diferencias entre configuraciones de landmarks sin alterar la forma a partir de las Distancias Procrustes "d" (menores distancias posibles entre landmarks homólogos; se define por la raíz cuadrada de la suma de la diferencias al cuadrado entre los landmarks correspondientes) mediante 4 procesos: traslación, escalado, rotación y reflexión (Figura 6; Bookstein, 1991; O'Higgins, 2000; Zelditch et al., 2004; Mitteroecker y Gunz, 2009). En primer lugar, la traslación consiste en desplazar el centroide de cada configuración a un origen de coordenadas, donde las posiciones relativas de los puntos se mantienen pero las coordenadas exactas de los landmarks varían. A continuación, las diferentes configuraciones de landmarks se escalan a un valor de centroid size igual a uno para,

así, eliminar el efecto del tamaño. Después se produce la rotación de las configuraciones donde la localización relativa de los landmarks se mantiene aunque las coordenadas cambian, de modo que los landmarks homólogos se sitúen con la menor distancia posible. Por último se produce la reflexión, que consiste en generar la imagen especular de un objeto en la que la localización relativa de los puntos permanece igual, pero su valor a lo largo del eje o plano de reflexión es inverso (Zelditch et al., 2004).

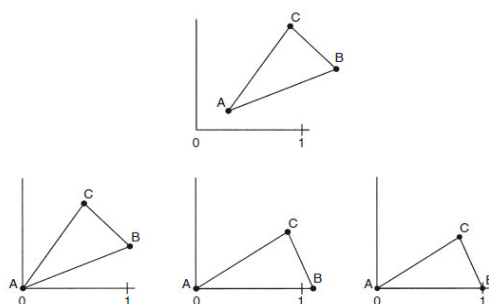


Figura 6: Operaciones que no alteran la forma (shape): traslación, rotación y escalado, aplicado a un triángulo. Imagen tomada de Zelditch et al. (2004).

Cuando hay más de dos configuraciones de landmarks la rotación es iterativa, es decir, se alinean todas las configuraciones sobre el primer objeto para obtener una superposición óptima donde la Distancia Procrustes es mínima, y esta se denomina forma consenso, que será tomada como nueva referencia. Sobre esta nueva referencia, se vuelven a rotar las configuraciones, para que las distancias vuelvan a ser mínimas y se obtiene otra forma consenso. Esta operación se repite hasta que el nuevo consenso calculado sea igual al anterior, cuando esto ocurre esta configuración será empleada como referencia, ya que es la que presenta la menor media de las Distancias Procrustes (Zelditch, et al., 2004).

III.2 Relación anatómica de landmarks y toma de datos

En esta tesis, el brazo se ha definido por 147 landmarks de los cuales 43 corresponden al húmero (Tabla 1, Figura 7), 43 a la ulna (Tabla 2, Figura 8 A-C) y 41 al

radio (Tabla 3, Figura 8 D-E). Todos estos landmarks van a reflejar la anatomía general de la región a estudiar, así como, los rasgos más característicos de cada uno de los elementos.

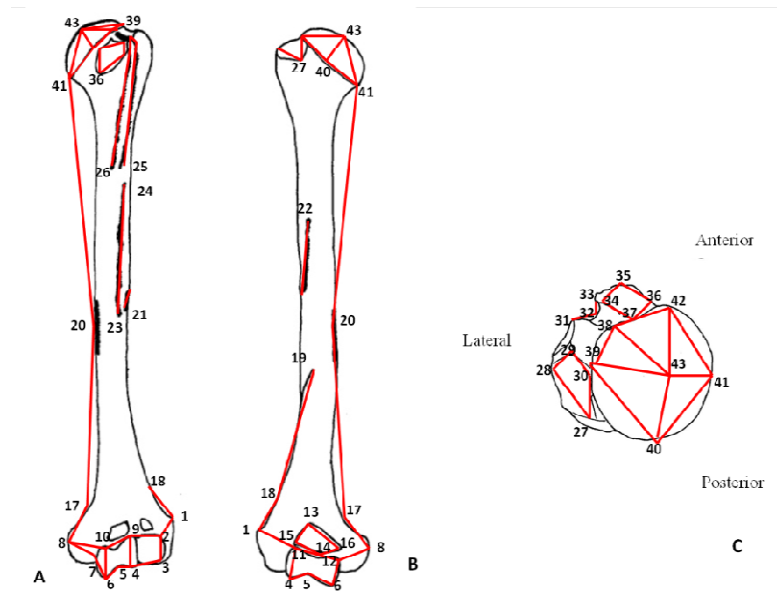


Figura 7: Posición anatómica de los landmarks del húmero en (A) vista anterior y (B) posterior del húmero y (C) en vista superior de la epífisis proximal. Los números indican la posición anatómica de cada landmark y las líneas rojas son las líneas de unión de esos landmarks.

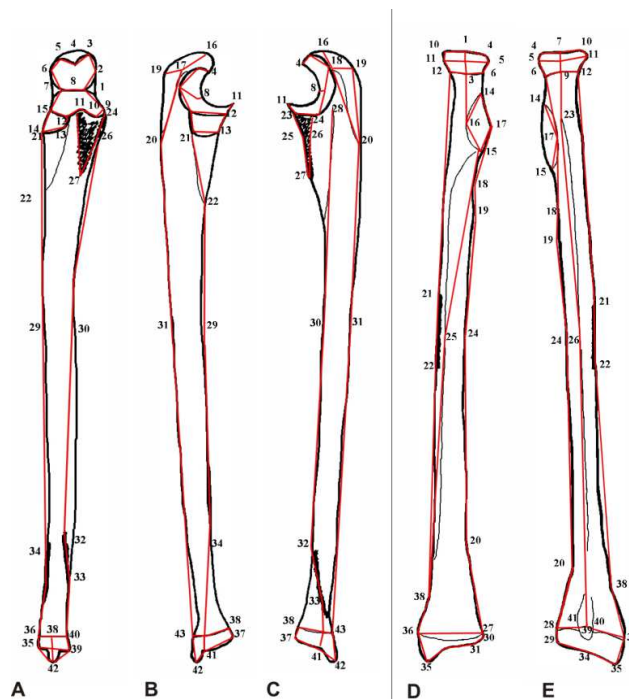


Figura 8. Posición anatómica de los landmarks de la ulna en vistas anterior (A), lateral (B), y medial (C). Posición anatómica de los landmarks del radio en vistas anterior (D) y posterior (E). Los números muestran la localización anatómica de los landmarks. Los wireframes utilizados para la visualización en los análisis aparecen marcados en rojo.

Tabla 1: Listado de landmarks del húmero, junto con su categorización y su descripción.

| Landmark | Tipo | Descripción |
|----------|------|---|
| 1 | II | Máxima proyección del epicóndilo lateral |
| 2 | I | Punto de unión proximal entre el epicóndilo lateral y el capítulo |
| 3 | I | Punto de unión distal entre el epicóndilo lateral y el capítulo |
| 4 | II | Punto de curvatura media de la tróclea lateral |
| 5 | II | Punto de curvatura media del surco troclear |
| 6 | II | Punto de curvatura media de la tróclea medial |
| 7 | I | Punto de unión proximal entre la tróclea medial y el epicóndilo medial |
| 8 | II | Máxima proyección del epicóndilo medial |
| 9 | I | Punto proximal anterior de la tróclea lateral |
| 10 | I | Punto proximal anterior de la tróclea medial |
| 11 | I | Punto proximal posterior de la tróclea lateral |
| 12 | I | Punto proximal posterior de la tróclea medial |
| 13 | II | Punto proximal de la fosa olecraneana |
| 14 | II | Punto distal de la fosa olecraneana |
| 15 | II | Punto lateral de la fosa olecraneana |
| 16 | II | Punto medial de la fosa olecraneana |
| 17 | II | Máxima inflexión entre el epicóndilo medial y la diáfisis |
| 18 | II | Máxima prominencia de la cresta supracondílea lateral |
| 19 | I | Inicio proximal de la cresta supracondílea lateral |
| 20 | II | Punto medio de la inserción de musculo coracobraquial |
| 21 | I | Punto distal de la cresta lateral de la tuberosidad deltoidea |
| 22 | I | Punto proximal de la cresta lateral de la tuberosidad deltoidea |
| 23 | I | Punto distal de la cresta medial de la tuberosidad deltoidea |
| 24 | I | Punto proximal de la cresta medial de la tuberosidad deltoidea |
| 25 | I | Terminación distal de la cresta del tubérculo mayor |
| 26 | I | Terminación distal de la cresta del tubérculo mayor |
| 27 | II | Punto posterior de la superficie del tubérculo mayor |
| 28 | II | Punto lateral de la superficie del tubérculo mayor |
| 29 | II | Punto proximal de la superficie del tubérculo mayor |
| 30 | II | Punto medial de la superficie del tubérculo mayor |
| 31 | II | Punto proximal más proyectado de la cara medial del tubérculo mayor |
| 32 | II | Paso proximal y anterior del surco intertubercular entre ambos tubérculos |
| 33 | II | Máxima proyección de la cara lateral del tubérculo menor |
| 34 | II | Punto proximal de la superficie del tubérculo menor |
| 35 | II | Punto anterior de la superficie del tubérculo menor |
| 36 | II | Punto distal de la superficie del tubérculo menor |
| 37 | II | Punto posterior de la superficie del tubérculo menor |
| 38 | I | Punto de corte entre el perímetro articular y el área de paso del tendón de la cabeza larga del bíceps braquial |
| 39 | II | Punto proximal de la circunferencia de la cabeza |
| 40 | II | Punto posterior de la circunferencia de la cabeza |
| 41 | II | Punto distal de la circunferencia de la cabeza |
| 42 | II | Punto anterior de la circunferencia de la cabeza |
| 43 | III | Punto medio de la cabeza humeral |

La toma de datos se ha realizado en función del tipo de muestra con la que se ha trabajado. Cuando se trabaja con restos óseos originales o bien con réplicas de alta calidad, la medición se realiza con el MicroScribe G2 del laboratorio de Morfometría 3D del Grupo de Paleoantropología del MNCN-CSIC con el programa informático

MicroScribe Utility 5.0. Cuando se trabaja con muestra virtual, procedente de escáneres de superficie o de tomografías computarizadas la toma de datos se lleva a cabo con el programa informático Amira 5.4.1 (Stalling et al., 2005).

Tabla 2. Listado de landmarks de la ulna, categorización y descripción.

| Landmark | Tipo | Descripción |
|----------|------|--|
| 1 | I | Unión entre la escotadura troclear superior e inferior en la cara medial |
| 2 | II | Punto más medial de la escotadura troclear superior en la cara medial |
| 3 | II | Punto más proximal de la escotadura troclear superior en la cara medial |
| 4 | II | Punto proximal más proyectado de la quilla troclear |
| 5 | II | Punto más proximal de la escotadura troclear superior en el lado lateral |
| 6 | II | El punto más lateral de la escotadura troclear superior en la cara lateral |
| 7 | I | Unión entre la escotadura troclear superior e inferior en la cara lateral |
| 8 | III | Punto medio de la escotadura troclear |
| 9 | II | El punto más medial de la escotadura troclear inferior en la cara medial |
| 10 | II | El punto más anterior de la escotadura troclear inferior en la cara medial |
| 11 | II | Punto distal más proyectado de la quilla troclear |
| 12 | II | Punto anterior proximal de la escotadura radial |
| 13 | II | Punto anterior distal de la escotadura radial |
| 14 | II | Punto posterior distal de la escotadura radial |
| 15 | II | Punto posterior proximal de la escotadura radial |
| 16 | I | Punto más anterior de la inserción del tríceps braquial |
| 17 | I | Punto más lateral de la inserción del tríceps braquial |
| 18 | I | Punto más media de la inserción del tríceps braquial |
| 19 | II | Punto más posterior del proceso olécranon |
| 20 | I | Punto de intersección entre el flexor ulnar del carpo y la inserción del ancóneo |
| 21 | I | Punto proximal de la cresta del supinador |
| 22 | I | Punto proximal de la cresta del interóseo |
| 23 | I | Punto proximal lateral de la inserción del braquial |
| 24 | I | Punto proximal medial de la inserción del braquial |
| 25 | I | Punto de máxima curvatura de la cresta lateral en la inserción del braquial |
| 26 | I | Punto de máxima curvatura de la cresta medial en la inserción del braquial |
| 27 | I | Punto distal de la inserción del braquial |
| 28 | I | Punto proximal de la cresta anterior |
| 29 | II | Punto más proyectado de la cresta interósea |
| 30 | III | Punto en la cresta anterior a la misma altura que el landmark |
| 31 | III | Punto en la cresta posterior a la misma altura que el landmark 29 |
| 32 | I | Punto proximal de la inserción del pronador cuadrado |
| 33 | I | Punto distal de la inserción del pronador cuadrado |
| 34 | I | Punto distal de la cresta interósea |
| 35 | II | Punto lateral distal entre la intersección de la cabeza ulnar y el proceso estiloides |
| 36 | II | Punto lateral proximal entre la intersección de la cabeza ulnar y la diáfisis |
| 37 | II | Punto más anterior y distal de la cabeza ulnar |
| 38 | II | Punto más anterior y proximal de la cabeza ulnar |
| 39 | II | Punto medial y distal entre la intersección de la cabeza ulnar y el proceso estiloides |
| 40 | II | Punto medial proximal entre la intersección de la cabeza ulnar y la diáfisis |
| 41 | II | Punto medio distal entre la intersección de la cabeza ulnar y el proceso estiloides |
| 42 | II | Punto más distal del proceso estiloides |
| 43 | II | Punto más proyectado de la epífisis distal en la cara posterior |

De cada uno de los elementos óseos medidos, tanto de manera directa como virtual, se crea una matriz de coordenadas de dimensiones K x M, donde K es el número

de landmarks y M el número de dimensiones, por lo que para cada húmero digitalizado se forma una matriz de 43 x 3, para cada ulna de 43 x 3 y para cada radio de 41 x 3. Con estas matrices de datos se realizarán los diferentes análisis estadísticos.

Tabla 3. Listado de landmarks del Radio, categorización y descripción.

| Landmark | Tipo | Descripción |
|----------|------|---|
| 1 | II | Punto anterior proximal de la cabeza radial |
| 2 | II | Punto anterior distal de la cabeza radial |
| 3 | II | Punto anterior del cuello radial |
| 4 | II | Punto medial proximal de la cabeza radial |
| 5 | II | Punto medial distal de la cabeza radial |
| 6 | II | Punto medial del cuello radial |
| 7 | II | Punto posterior proximal de la cabeza radial |
| 8 | II | Punto posterior distal de la cabeza radial |
| 9 | II | Punto posterior del cuello radial |
| 10 | II | Punto lateral proximal de la cabeza radial |
| 11 | II | Punto lateral distal de la cabeza radial |
| 12 | II | Punto lateral del cuello radial |
| 13 | III | Punto medio de la cabeza radial |
| 14 | II | Punto proximal de la tuberosidad radial |
| 15 | II | Punto distal de la tuberosidad radial |
| 16 | II | Punto anterior de la tuberosidad radial |
| 17 | II | Punto posterior de la tuberosidad radial |
| 18 | I | Punto proximal de la cresta interósea |
| 19 | II | Punto más proyectado de la cresta interósea |
| 20 | I | Punto distal de la cresta interósea |
| 21 | I | Punto proximal de la inserción del pronador redondo |
| 22 | I | Punto distal de la inserción del pronador redondo |
| 23 | I | Punto proximal de la cresta posterior |
| 24 | III | Punto de maxima curvature en la cresta interósea |
| 25 | III | Punto de maxima curvature en la cresta anterior |
| 26 | III | Punto de maxima curvature en la cresta posterior |
| 27 | I | Punto anterior proximal de la superficie de articulación |
| 28 | I | Punto posterior proximal de la superficie de articulación ulnar |
| 29 | I | Punto posterior de intersección entre la superficie de articulación |
| 30 | I | Punto anterior de intersección entre las superficies de articulación ulnar y distal |
| 31 | II | Punto anterior más proyectado de la superficie de articulación del semilunar |
| 32 | I | Punto anterior de intersección entre las superficies de articulación del escafoides y el semilunar |
| 33 | II | Punto más lateral de la superficie de articulación del escafoides |
| 34 | I | Punto de intersección posterior entre las superficies de articulación del escafoides y el semilunar |
| 35 | II | Punto más proyectado del proceso estiloides |
| 36 | II | Punto anterior de la inserción del braquioradial |
| 37 | II | Punto posterior de la inserción del braquioradial |
| 38 | II | Punto proximal de la inserción del braquioradial |
| 39 | II | Punto más proyectado del tubérculo dorsal |
| 40 | II | Punto lateral más profundo del tubérculo dorsal |
| 41 | II | Punto medial más profundo del tubérculo dorsal |

A la hora de realizar los análisis es necesario tener en cuenta el error metodológico. Para su cuantificación se realiza un análisis por cada uno de los

elementos óseos a estudiar. Cuando se trabaja con restos originales o con réplicas, se selecciona al azar un húmero, una ulna y un radio de los que se toman cinco digitalizaciones. A continuación se seleccionan aleatoriamente otros cinco huesos, cinco ulnas y cinco radios, que se digitizan una vez. Todas estas medidas se someten a un análisis Procrustes, con el programa Morphologika2 v2.5, para poder comparar las distancias Procrustes de las 10 medidas realizadas de cada uno de los huesos.

Cuando en la muestra se incorpora algún elemento virtual hay que calcular el error de medición entre los dos métodos, para ello hay que tener un mismo elemento *in vivo* y en formato virtual. En este caso se toman cinco medidas con el Microscribe de húmero, una ulna y un radio y otras cinco medidas virtuales con Amira. Estas medidas se van a comparar con otras 10 medidas tanto virtuales como originales seleccionadas de manera aleatoria, esta comparación se hace a través de las distancias Procrustes.

En los dos casos, para que el error de medición se acepte la mayor de las distancias entre las repeticiones, que corresponden al mismo individuo, tiene que ser menor que la menor de las distancias entre el resto de la muestra.

III.3 Análisis estadísticos

III.3.1 Análisis de componentes principales (PCA)

Esta técnica estadística se utiliza para simplificar los patrones de variación y covariación entre individuos y la facilitar la interpretación sustituyendo las variables originales por otras variables nuevas llamadas componentes principales (PC, Principal Components). Estas nuevas variables son combinaciones lineales de las variables originales e independientes entre sí que reproducen de manera más eficiente la variabilidad de la muestra (Zelditch et al., 2004). Una de las ventajas que tiene este

método es que la mayor parte de la variación de la muestra se puede describir con sólo unos pocos PC y, junto a las técnicas de morfometría geométrica, se pueden visualizar las características que contribuyen más a la varianza y permitiendo observar y describir los elementos morfológicos que sufren más variaciones en función de los diferentes componentes principales.

III.3.2 Análisis de comparación de medias (tamaño y forma)

Para la comparación de medias con respecto al tamaño, el análisis se lleva a cabo mediante el centroid size. En primer lugar hay que contrastar la normalidad de la muestra, para ello se lleva a cabo un análisis de Kolmogorov-Smirnov. Si se obtiene un resultado no significativo (valor de p mayor de 0,05), indicaría que la muestra se distribuye como una normal y para la comparación de medias entre dos grupos se realiza el test paramétrico T de Student para muestras independientes. En el caso de que el test de normalidad de un resultado significativo (valor de p menor de 0,05), indicaría que la muestra no se comporta como una normal y realizaríamos el test no paramétrico de comparación de medias de Wilcoxon-Mann-Whitney. Todos estos análisis se llevan a cabo con el programa SPSS Statistics 20 (IBM Corp., 2011).

Mientras que para la comparación de formas medias se realiza un análisis de comparación de medias de las Distancias Procrustes con el programa MorphoJ versión 1.05d (Klingenberg, 2011). Además, este análisis permite la visualización, mediante ilustraciones, de las principales diferencias encontradas en la forma media de cada grupo de la comparación. Para la realización del análisis de comparación de medias se lleva a cabo un test de permutaciones con un $n=100$ con la hipótesis nula de igualdad de medias entre grupos.

III.3.3 Análisis de regresión

Los análisis se emplean para relacionar dos variables, siendo una de ellas la variable dependiente y otra la independiente. En estos análisis, las variables dependientes pueden estar influenciadas tanto por variables cuantitativas como por variables cualitativas, en este último caso estas variables indican la presencia o ausencia de una cualidad o atributo. Estos análisis se van a realizar con el software MorphoJ, versión 1.05d (Klingenberg, 2011), donde se realiza un test de permutaciones con un $n=100$ con una hipótesis nula de completa independencia entre la variable dependiente y la independiente.

En el primero de los casos se lleva a cabo una regresión lineal multivariante en la que se relaciona la forma con el tamaño para determinar si existe un patrón alométrico en la muestra (Slice, 2007). Para ello se utiliza el tamaño, como variable independiente, a través del centroid size; y la forma, representada por las distancias Procrustes, como variable dependiente.

En el segundo de los casos se lleva a cabo un análisis de regresión lineal multivariante cuya variable dependiente es la forma y la independiente es una variable cualitativa, como lo es el lado (derecho, izquierdo), para determinar si el patrón de lateralidad es similar en las diferentes muestras. Además los vectores de dirección obtenidos en las diferentes regresiones se comparan para evaluar si otros factores externos afectan o no a la relación forma-variable cualitativa. Para cada análisis de regresión se obtiene un vector, los cuales se comparan y las diferencias entre ellos se cualifican a través de un ángulo bajo la hipótesis nula de que los vectores se distribuyen al azar en el espacio de forma (Klingenberg y Marugán-Lobón, 2013). Donde ángulos pequeños

significan que la dirección de los vectores es muy similar y ángulos muy grandes significan direcciones diferentes.

III.3.4 Mapeo sobre filogenia

Este análisis multivariante fue definido por Klingenberg y Gidaszewski (2010) y se lleva a cabo para determinar la presencia de señal filogenética en los datos morfométricos, así como para definir un patrón filogenético sobre un espacio de forma.

La señal filogenética se puede definir como la tendencia de las especies relacionadas a parecerse entre sí, es el patrón que se observa cuando los parientes cercanos son más similares que los parientes lejanos. Una alta señal filogenética indica que las especies más relacionadas muestran mayores semejanzas y esa similitud disminuye a medida que aumenta la distancia filogenética. Por el contrario, una señal filogenética débil indicaría que un rasgo puede variar aleatoriamente a través de una filogenia, mostrando las especies más alejadas rasgos similares y especies muy cercanas rasgos notablemente diferentes (Revell et al., 2008; Münkemüller et al., 2012; Kamilar y Cooper, 2013).

En este análisis se simula una hipótesis nula de ausencia completa de señal filogenética entre los taxones. Para asignar el grado de señal filogenética, usamos un test de permutaciones ($n=10.000$), con el programa MorphoJ, donde las formas medias de los diferentes taxones empleados se distribuyen al azar entre los extremos de una filogenia previamente establecida. En cada una de las permutaciones la longitud del árbol (suma de cuadrados de las distancias procrustes entre una forma ancestral y su forma descendiente para todas las ramas) se calcula, si la longitud de los arboles resultante es menor o igual a la longitud del árbol con los datos originales, se rechaza la hipótesis nula de ausencia de filogenia. La presencia de señal filogenética para los datos

morfométricos indicaría que los taxones más próximos tendrían una morfología más similar que los taxones más alejados, mientras que la ausencia de señal filogenética indicaría que hay otros factores que afectarían a la morfología, como las reversiones evolutivas, las homoplasias, factores funcionales o ambientales (Klingenberg and Gidaszewski, 2010).

El árbol filogenético se superpone sobre el espacio de forma obtenido, con los nodos ancestrales internos posicionados de acuerdo con la optimización squared-change parsimony (Maddison, 1991), con esta metodología se puede obtener un filomorfoespacio que nos permite explorar los cambios anatómicos y establecer la polaridad de los caracteres estudiados (Klingenberg y Gidaszewski, 2010; Brusatte et al., 2012; Amécija et al., 2013; Klingenberg y Marugán-Lobón, 2013; Outomuro et al., 2013).

A faint, artistic illustration of a group of Neanderthals serves as the background. It depicts several individuals, including men and women, with characteristic features like large noses and long hair. One man in the foreground is shown in profile, looking towards the right. The style is somewhat sketchy and painterly.

CAPÍTULO IV: LOS FÓSILES NEANDERTALES DE EL SIDRÓN (ASTURIAS, ESPAÑA)

Este Capítulo reproduce íntegramente el siguiente manuscrito:

Rosas, A., Estalrich, A., García-Tabernero, A., Huguet, R., Lalueza-Fox, C., Ríos, L., Bastir, M., Fernández-Cascón, B., **Pérez-Criado, L.**, Rodríguez-Pérez, F.J., Ferrando, A., Fernández-Cerezo, S., Sierra, E., de la Rasilla, M. (2015). Investigación paleoantropológica de los fósiles neandertales de El Sidrón (Asturias, España). *Cuaternario y Geomorfología*. 29 (3-4): 77-94.

IV.1 Resumen

Tras 13 campañas de excavación metódica, y una vez concluidos definitivamente los trabajos de campo en la Galería del Osario de la cueva de El Sidrón (Asturias, España), se presenta una breve evaluación de las investigaciones paleoantropológicas realizadas. Los restos neandertales recuperados ascienden a más de 2550, a los que hay que sumar las 400 piezas de industria lítica musteriense y los muy escasos restos de fauna; asociación que hace de este yacimiento un lugar muy singular. Análisis sedimentológicos, tafonómicos y estructurales del karst aclaran que el depósito fosilífero se encuentra en posición secundaria y procede, por desplazamiento en masa, de una galería/abrigo de un nivel superior. Todas las partes del esqueleto están representadas y se han identificado 13 individuos: 7 adultos (3 masculinos, 4 femeninos), 3 adolescentes (2 masculinos, 1 femenino), 2 juveniles masculinos y un infantil. En la actualidad, la colección de El Sidrón constituye la muestra de neandertales más numerosa y diversa de la Península Ibérica y permite abordar estudios sistémicos sobre el *tempo* y modo de aparición de los caracteres derivados en el linaje neandertal. El amplio programa de investigación paleobiológica emprendido abarca los diferentes niveles de organización biológica, desde los anatómicos macroscópicos al molecular. En este último destaca especialmente la extracción de secuencias de ADN, con participación de El Sidrón en los proyectos genoma y exoma neandertal, además de la caracterización de los haplotipos de ADN mitocondrial de 12 individuos. Los resultados genéticos, ratificados por datos osteológicos, definen a los neandertales de El Sidrón como un grupo homogéneo, con estrechos lazos familiares entre sus individuos. Finalmente, las numerosas evidencias del tratamiento antrópico de los restos hacen de El Sidrón un ejemplo paradigmático de prácticas de canibalismo entre los neandertales.

IV.2 Introducción

En la actualidad, los fósiles de El Sidrón constituyen la colección de restos neandertales más completa hallada en la Península Ibérica y ha pasado a ser una de las más significativas a escala mundial. Estos fósiles han venido a llenar una escasez secular de restos neandertales en el registro paleoantropológico español. Afortunadamente, otros yacimientos ibéricos han deparado también en los últimos años buenas colecciones de restos neandertales, entre los que cabe citar a los de Cabezo Gordo en Murcia; Bolomor, Cova Negra y Cova Foradà en Valencia, Pinilla del Valle en Madrid, Valdegoba en Burgos o Cova del Gegant en Barcelona (ver revisión de Rosas, 2012); y a los que podríamos sumar los portugueses del sistema kárstico de Almonda (Torres Novas) (ver contexto en Hoffman et al., 2012). Juntos complementan un registro y una imagen previamente inexistente en el panorama paleoantropológico tradicional ibérico, dando lugar a un incremento exponencial en el número de trabajos científicos publicados.

Desde la primera publicación científica sobre los primeros restos óseos neandertales hallados en la cueva asturiana de El Sidrón (Rosas y Aguirre, 1999), la incipiente colección despertó la curiosidad de especialistas y aficionados. Fue, sin embargo, tras el inicio de las excavaciones sistemáticas iniciadas en el año 2000 (Fortea et al., 2003), cuando esta colección ha llegado a ocupar un lugar relevante en el campo de la paleontología humana (Rosas et al., 2004; 2006a; 2011a; 2013a; Lalueza-Fox et al., 2005; 2007; 2012a; Green et al., 2010, Rasilla et al., 2014), atrayendo además un continuado interés de los medios de comunicación. En el año 2014 tuvo lugar la última campaña arqueo-paleontológica, una vez agotado el yacimiento. Así, una vez

finalizados los trabajos de excavación metódica en la Galería del Osario de la cueva de El Sidrón, presentamos aquí un breve balance de estos años de investigación.

IV.3 Relevancia de investigar a los Neandertales

Los neandertales son un linaje humano fósil, clasificado como *Homo neanderthalensis*, que habitó extensas áreas de la mitad occidental del gran continente euroasiático. Su origen como especie se estima que tuvo lugar hace unos 250.000 años, y su extinción en el entorno de los 40.000 años, salvo quizá la persistencia de algún grupo relicto. Tanto por su anatomía como por su cronología, los neandertales se sitúan como la especie de homínidos evolutivamente más cercana a la nuestra (*H. sapiens*); y de ahí su papel central, tanto en ámbitos científicos como en la sociedad en general (Stringer and Gamble, 1993; Shreeve, 1995; Rosas, 2010).

Esta proximidad evolutiva sirve de referencia para testar hipótesis científicas sobre el *cuándo* y el *por qué* aparecieron las características propiamente sapiens (por ejemplo, cuando apareció el prolongado periodo de crecimiento típico de los humanos modernos). Así, una vez descartado que los neandertales hayan sido antepasados de los humanos modernos, hoy en día se aplica una lógica evolutiva que establece que dos especies relacionadas comparten un último antepasado común (UAC), más o menos próximo. Cuanto más reciente sea ese UAC mayor especificidad se puede deducir de la comparación de las formas relacionadas. En el caso que nos ocupa, la lógica es la siguiente: si sapiens y neandertales hemos compartido un UAC más o menos reciente, entonces los rasgos que compartimos con los neandertales son los heredados de ese UAC (a menos que sean rasgos convergentes). Por el contrario, los rasgos distintivos de ambos grupos (no compartidos) habrán surgido en la evolución específica de cada linaje desde ese UAC. De este modo se pretende identificar lo inequívocamente “humano”. El

importante proyecto Genoma Neandertal ilustra perfectamente este enfoque. Para comprender e identificar los rasgos que definen a *H. sapiens*, este proyecto se planteó usar la referencia neandertal para identificar y aislar los rasgos genéticos que nos hacen específicamente humanos (aquellos derivadas que no son neandertales) (Green et al., 2010; Burbano et al., 2010). En este proyecto los fósiles de El Sidrón aportaron una valiosa información dado su elevado contenido en ADN antiguo (ver Lalueza-Fox et al., 2012b).

Por otro lado, debido a la dispersión (y escasez) de restos fósiles de neandertales, es frecuente que los estudios morfológicos, paleobiológicos y de comportamiento reúnan en una misma muestra individuos muy dispares, procedentes de yacimientos separados por miles de kilómetros y distanciados en decenas de milenios. La colección de El Sidrón, con su relativa abundancia de individuos y proximidad biológica, permite acometer estudios de variación anatómica, etológica y paleogenética de un mismo grupo natural, circunstancia hasta ahora casi inabordable. Es en este contexto donde, de una forma u otra, los neandertales de El Sidrón están ayudando a matizar aspectos relevantes relacionados con nuestra evolución más reciente.

IV.4 Antecedentes de la excavación

El hallazgo de los primeros restos humanos precedentes de la cueva de El Sidrón se vio rodeado de peculiares avatares, convenientemente detallados en Fortea et al. (2003; 2009) y Rasilla et al. (2011). En resumen, los primeros fósiles fueron descubiertos por espeleólogos y llevados a la Guardia Civil, quién procedió al levantamiento in situ de algunos otros restos (n=295; que recibieron posteriormente la notación SDR). Una vez en manos judiciales, se enviaron al Instituto Anatómico Forense con sede en Madrid, donde fueron identificados como restos Neandertales

(Prieto y Abenza 1999 a y b; Prieto, 2001; 2005). Una vez los restos retornaron a Asturias, los extraídos por la Guardia Civil fueron objeto de unos primeros estudios antropológicos en la facultad de Biología de la Universidad de Oviedo (Egocheaga, 2007; Egocheaga y Sierra, 2002; 2005; Egocheaga et al., 2000; 2004; Rodríguez et al., 2002; Trabazo y Egocheaga, 2002). En el año 2000, el profesor Javier Fortea acometió la excavación reglada y científica de la Galería del Osario (Fortea et al., 2003, Rasilla et al., 2011) y un estudio multidisciplinar del registro que, salvo en el año 2003, ha continuado en campañas anuales hasta la última de 2014. Como resultado de estos trabajos se han recuperado más de 2250 restos (con la notación SD) pertenecientes a 13 individuos. De los fósiles recobrados, un componente significativo corresponde a restos de pequeño tamaño, muchos no identificables; si bien, se han encontrado piezas de entidad tales como 4 mandíbulas, 3 maxilares, restos de cráneo, abundantes huesos largos, 232 piezas dentales, 1 hioides, entre otros elementos. Destaca la conservación de un esqueleto parcial perteneciente a un individuo juvenil, además de varios elementos esqueléticos en conexión anatómica (Rosas et al., 2006a; 2012a).

IV.5 Contexto de los fósiles

Todos los restos óseos e instrumentos líticos proceden de la Galería del Osario, cuyo acceso público quedó protegido con una verja desde el comienzo de las intervenciones arqueológicas. Dicha galería se ubica en el interior del sistema kárstico de la cueva de El Sidrón, estructurado en cuatro niveles con una directriz principal E-O, excavado en el seno de un macizo rocoso de conglomerados calcáreos muy cementados de edad paleógena, entre los que se intercalan niveles de areniscas y arcillas arenosas menos resistentes. El depósito fosilífero se localiza en el segundo nivel, constituido por la Galería del Río, como eje principal, y sus tributarios transversales, entre ellos la Galería del Osario (Figura 9). Dispuesta en el lateral sur del eje principal del karst

(Galería del Río), a unos 220 m de la entrada de La Tumba (Rasilla et al., 2011), la Galería del Osario forma una estrecha galería con buen desarrollo vertical, en cuyo techo se localizan morfologías de disolución; cúpulas y tubos más o menos inclinados así como entradas obturadas con sedimentos que comunican con galerías superiores (Sánchez-Moral et al., 2007; Silva et al., 2011).

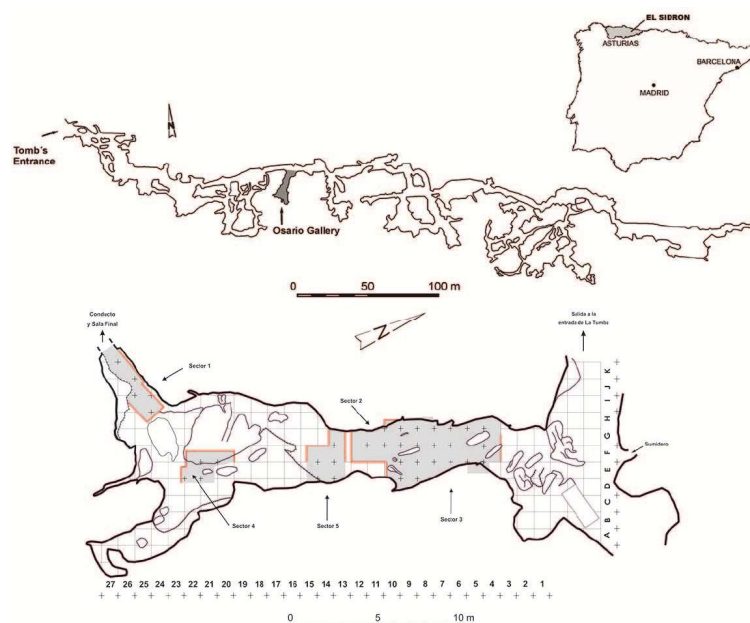


Figura 9. Localización de la Cueva de El Sidrón (Borines, Concejo de Piloña) y plano del sistema kárstico y localización de la Galería del Osario donde se ha recuperado la colección de fósiles humanos neandertales. En mayor detalle, la Galería del Osario con la cuadrícula arqueológica proyectada y accidentes rocosos precuaternarios (Dibujo D. Santamaría y E. Duarte).

El relleno sedimentario acumulado en la Galería del Osario muestra una alta complejidad (Sánchez-Moral et al., 2007; Cañaveras et al., 2011). La unidad con restos óseos y líticos consiste en un depósito en masa (mudflow) compuesto por una mezcla caótica de cantos, fango y agua, con una fricción mínima entre sus elementos, incluidos los huesos, lo que favoreció una buena conservación durante su transporte y acumulación. En otros términos, se trata de un depósito producto de un flujo gravitatorio de alta densidad y viscosidad que se generó como un evento rápido de alta energía (Cañaveras et al., 2011). El flujo de detritos que introdujo los restos óseos en la

Galería del Osario se desencadenó y cesó de forma relativamente rápida depositando en un solo episodio todo el material transportado desde algún nivel superior del karst.

Complementario a lo anterior, el estado de conservación de los restos óseos es indicativo de que estos provienen del exterior, aunque debieron estar en un ambiente protegido (tal como un abrigo rocoso, zona de entrada a una galería, etc.) y su permanencia en condiciones superficiales fue corta, dados los escasos signos de alteración (marcas de raíces, mordeduras de carnívoros) que presentan las muestras. En resumen, una masa de material suelto situado en esa cavidad/galería superior (Silva et al., 2011), se introdujo aguas abajo en la cueva en forma de un episodio único, posiblemente un evento de tormenta.

Las piezas de industria lítica encontradas (sílex, cuarcita), si bien no muy numerosas (unas 400), son de tipología musteriense (Fortea et al., 2003; Santamaría et al., 2010; Rasilla et al., 2011). Presentan el interés de remontar en un elevado porcentaje, pudiéndose reconstruir con precisión la secuencia de talla por la que fueron extraídas. Están, al igual que los huesos, en posición secundaria, por lo que es lógico pensar que entraron en el mismo evento que los fósiles (Santamaría et al., 2010). La fauna asociada es muy escasa y prácticamente testimonial, sin encontrarse asociación evidente con los fósiles humanos (Rosas et al., 2011b). Algunos restos de mamíferos han sido hallados también en otros puntos del sistema kárstico (incluido la Galería de Osario) aunque sin ninguna relación detectable con los fósiles neandertales.

Dado el carácter eminentemente paleoantropológico de este artículo, remitimos al lector interesado en los aspectos más geológicos a las publicaciones especializadas. Respecto al contexto temporal, tras el empleo de diversas técnicas de datación, se puede concluir una antigüedad próxima a los 49.000 años (48.400 ± 3200 BP) (de Torres et al.,

2010; Wood et al., 2013), lo cual lo sitúa entre los eventos H4 y H5 de Heinrich del estadio paleoclimático MIS 3. Es precisamente este último periodo glacial del que proceden un buen porcentaje de los llamados "neandertales clásicos", entre los cuales podemos situar al grupo de El Sidrón.

IV.6 Características de la muestra de El Sidrón

Los fósiles aparecen la mayor parte de las veces envueltos en una costra calcárea, con abundante material detrítico fino adherido. Esto ha exigido un método de extracción de la concreción tanto mecánica (con vibroincisor, bisturí y fibra de vidrio), como mediante el empleo de ácidos orgánicos a bajas concentraciones para ayudar en la disolución de las costras (Rosas et al., 2005; Fernández-Cascón et al., 2010; 2015). En paralelo, se ha iniciado un programa de reproducción de réplicas por técnicas de prototipado rápido y posterior tratamiento artístico, algunas de las cuales están expuestas de forma permanente en el Museo de Oviedo y el Museo Arqueológico Nacional, además de las exposiciones temporales, la itinerante Los 13 de El Sidrón y la de Homenaje a Emiliano Aguirre en el MNCN (2015).

Por lo general, el estado de conservación es fragmentario, lo que desde el punto de vista del estudio anatómico representa un grave inconveniente. Sin embargo, desde el punto de vista tafonómico, el conjunto resulta especialmente atractivo dadas las causas principalmente antrópicas de su fracturación. El Sidrón es un ejemplo paradigmático de prácticas de canibalismo en los grupos neandertales (Rosas et al., 2006a; 2011c; Huguet et al., en prep.). Falta por aclarar el modelo de antropofagia practicada, si se trata de endo- o exocanibalismo, y si estamos ante una práctica exclusivamente alimenticia, o si encierra además elementos bélicos o simbólicos y/o de ritual.

Todos los huesos del esqueleto están representados, lo que no quiere decir que todos los esqueletos estén completos. Muy al contrario, a veces la representación de elementos es baja. Así los mejor representados son los dientes, seguidos de húmeros y fémures, si bien el grado de fracturación de estos últimos es elevado. Es además frecuente la aparición de restos en conexión anatómica.

IV.7 Los 13 individuos de El Sidrón

Mediante la interconexión de piezas dentales aisladas y ocasionalmente agrupadas en mandíbulas y maxilares, junto con elementos postcraneales en el caso de individuos inmaduros, se han podido identificar 13 individuos (Figura 10) (Rosas et al., 2012a; 2013a). La edad y el sexo de los mismos fue establecido a través del estado de desarrollo (de la dentición y de algunos elementos óseos) y el tamaño de los caninos, respectivamente, lo que nos ha permitido detectar 7 adultos (4 femeninos y 3 masculinos), 3 adolescentes (2 masculinos y 1 femenino), 2 juveniles masculinos y un infantil. El diagnóstico sexual fue posteriormente ratificado mediante identificación paleogenética de fragmentos del cromosoma Y, realizada por vez primera en restos neandertales (Lalueza-Fox et al., 2011a).

Uno de los objetivos del proyecto ha sido el “personalizar” a cada uno de estos individuos, definiendo el mayor número posible de rasgos distintivos, tanto físicos como de comportamiento, que ayuden a caracterizar al sujeto más allá de las generalidades de su grupo o especie.

IV.8 Líneas de investigación y resultados

El programa de investigación emprendido en la muestra aborda el análisis de los diferentes niveles de la organización biológica: el nivel molecular con la extracción y

secuenciación del ADN; el nivel histológico mediante la elaboración de lámina fina e histología de superficie (Martinez-Maza et al., 2011); el nivel morfológico (Rosas et al., 2006b; 2008a; 2012b; Bastir et al., 2010; 2015), el nivel orgánico centrado en la paleoneurología (Peña-Melián et al., 2011, Rosas et al., 2008b; 2013b; 2014), sistémico y fisiológico por ejemplo del aparato respiratorio (Bastir et al., 2013a; 2015), poblacional y evolutivo (Rosas et al., 2006a; 2012c).

IV.8.1 Estado de preservación y análisis de ADN

Sin duda, uno de los aspectos que más relieve han conferido a El Sidrón han sido los estudios pioneros en el área de la paleogenética. Tres factores han concurrido. Por un lado, la voluntad clara del equipo de acometer la extracción y análisis del ADN antiguo, en un momento histórico en el que se estaban desarrollando estas técnicas, incluida la colaboración con equipos internacionales de primera línea, en especial con el Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology. Por otro, la buena preservación de ADN en las muestras (algunas veces, con una abundante proporción de ADN de posible origen microbiano). Y, finalmente, la implementación de técnicas novedosas de excavación, con el denominado “protocolo de excavación limpia” (Figura 11). Tal protocolo consiste en el genotipado del personal investigador implicado en el manejo de los restos, equipamiento de los excavadores con trajes y guantes estériles, uso de máscaras, lavado del material de excavación con lejía, extracción del fósil e inmediato mantenimiento en frío, hasta su posterior congelación a -20°C (Fortea et al., 2008).

Durante estos años se ha acometido el estudio de ADN mitocondrial (ADNmt), aportando datos sobre el modelo filogeográfico y de variación intragrupal en las poblaciones neandertales (Lalueza-Fox et al., 2005; 2006; Briggs et al., 2009).

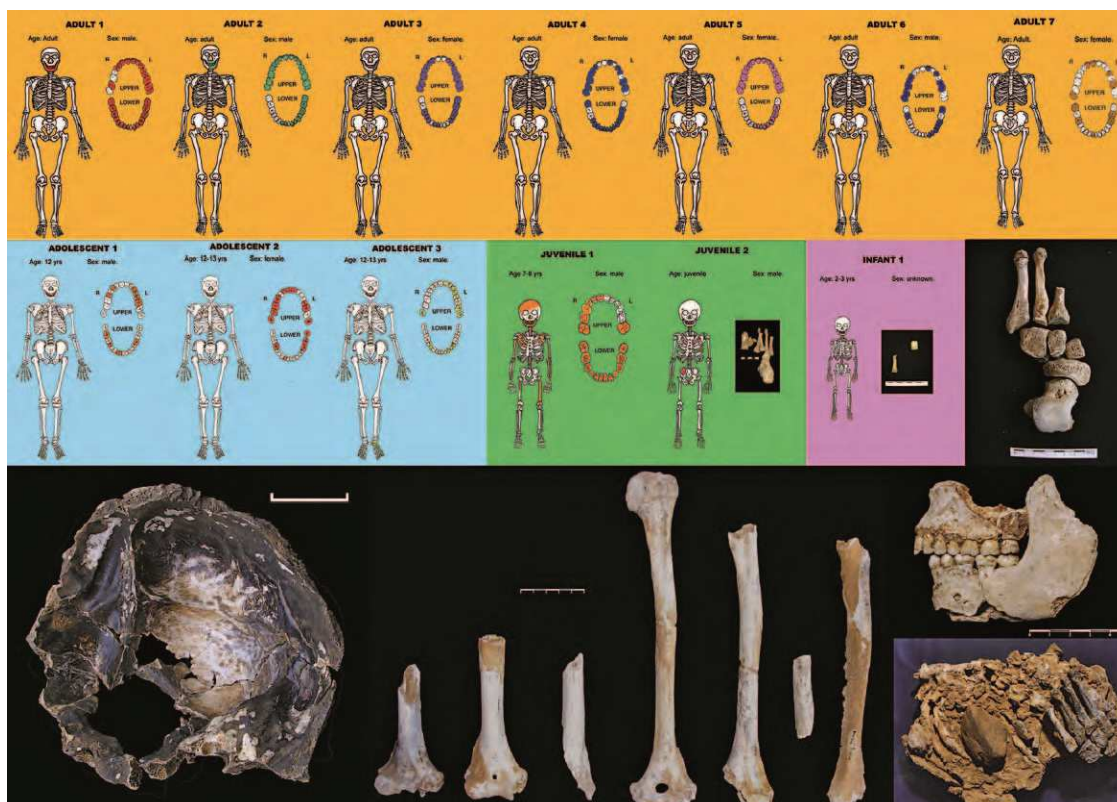


Figura 10. Esquemas de los elementos asignados a cada uno de los 13 individuos identificados en el yacimiento de El Sidrón, representados por colores según su clase de edad. Abajo, imágenes de alguno de los restos óseos más representativos recuperados. Elementos de un pie de individuo adolescente, hueso occipital (SD-1219), restos de húmero, mandíbula y maxilar asociado del Adulto 3 y bloque de concreción calcárea (SD-437) que integra 21 restos dentales además de: a) parte de un pie y b) un segmento de columna vertebral y costillas asociadas, ambos en conexión anatómica.



Figura 11. Protocolo de excavación limpia implementado para evitar la contaminación de los restos neandertales extraídos de la Galería del Osario (Cueva de El Sidrón) con el ADN humano de los excavadores y posteriores manipulaciones. En la imagen se aprecia a un excavador con el traje, guantes y máscara sujetando la nevera portátil que transportará el resto fósil a bajas temperaturas hasta su congelación a -20°C . El instrumental de excavación (segundo plano) ha sido, a su vez, previamente desinfectado con lejía.

Además se han secuenciado genes específicos, tales como el FOXP2 o MC1R, con posible valor adaptativo (Krause et al., 2007; Lalueza-Fox et al., 2007, Maricic et al., 2013), y se ha caracterizado el grupo sanguíneo AB0 en neandertales (Lalueza-Fox

et al., 2008), o la incapacidad de percepción del gusto amargo en algunos individuos (Lalueza-Fox et al., 2009). Otro hito ha sido la incorporación de la muestra de El Sidrón al proyecto Genoma Neandertal (Green et al., 2010) y a la reciente publicación del Exoma Neandertal (Castellano et al., 2014). Una extensa síntesis de todos estos resultados y su contexto puede consultarse en Lalueza-Fox et al., (2012b) y Sánchez-Quinto y Lalueza-Fox (2015).

Un resultado fundamental alcanzado mediante el análisis de muestras de ADNmt de El Sidrón ha sido la determinación de nexos familiares estrechos entre los individuos del grupo (Lalueza-Fox et al., 2011a). En particular, los hombres comparten todos el mismo haplotipo mitocondrial mientras que todas las mujeres lo tienen distinto. Este hecho permite dos inferencias clave. Por un lado, que se trata de un grupo neandertal con estrechos lazos familiares, en especial entre los varones. Y por otro que tales grupos practicarían la estrategia de la patrilocalidad. Es decir, la permanencia de los hombres en el territorio paterno y el cambio de grupo de algunas mujeres jóvenes (Lalueza-Fox et al., 2011a y b).

Desde una perspectiva demográfica, la evidencia paleogenética obtenida del estudio de material de El Sidrón, y de otros yacimientos como los de Vindija (Croacia) y Denisova (Montes de Altai, Siberia), indican que el emparejamiento entre individuos genéticamente próximos puede haber sido más común en neandertales que en humanos actuales (ver Sánchez-Quinto y Lalueza Fox, 2015). Estos resultados se ven ratificados por el hallazgo en los restos de El Sidrón de frecuencias relativamente altas de anomalías congénitas que en las poblaciones de *H. sapiens* aparecen en muy baja frecuencia. Dos ejemplos lo ilustran. Por un lado, la retención de caninos de leche en dos individuos (Dean et al., 2013), o la presencia de defectos en la osificación de la

primera vértebra cervical en otros dos (quizá tres) individuos (Ríos et al., 2014; 2015). En conclusión, los neandertales de la zona y cronología de El Sidrón probablemente vivían en pequeños grupos, relativamente aislados y con una baja diversidad genética.

IV.8.2 Evolución de caracteres anatómicos

Si bien estos estudios nos dan una visión general de la variación de la especie, resulta difícil evaluar el significado real de dicha variación a una escala en la que puedan operar factores selectivos en un ambiente concreto. En este sentido, El Sidrón nos aporta datos de un grupo homogéneo y contemporáneo de homínidos de anatomía arcaica, del que conocemos algunas de sus relaciones interpersonales, y de ahí su relevancia.

Desde el descubrimiento de los primeros restos neandertales a mediados del siglo XIX una cuestión relevante ha sido el determinar si estos humanos prehistóricos constituían una especie distinta a la nuestra, o se trataba de una variedad más de entre las muchas que encontramos en *H. sapiens*. Para tratar de dilucidar esta cuestión, aún vigente, la paleoantropología ha procedido a la comparación sistemática de la anatomía de los restos neandertales con la de los humanos actuales. Tal ejercicio ha llevado a la identificación de un buen número de caracteres distintivos entre ambos grupos. Al extender estas comparaciones con otras especies de primates, los rasgos que definen la peculiar anatomía de los neandertales han recibido el nombre colectivo de “caracteres neandertales”. Tales rasgos, por su singularidad, han sido interpretados como adaptaciones específicas de estos humanos a condiciones ambientales concretas. En particular, a los ambientes fríos propios de la llamada última glaciación (en concreto, final del MIS 5, MIS 4 y 3). Sin embargo, al completarse el registro fósil humano, muy en especial con el hallazgo de restos del Pleistoceno Inferior y Medio europeo, se ha

comprobado que los llamados rasgos neandertales aparecen ya en poblaciones muy antiguas, previas al hipotético UAC neandertales - sapiens (Bermúdez de Castro et al., 2012; 2015). Tal circunstancia ha desembocado en la necesidad de determinar cuál es el origen evolutivo de todo ese conjunto de rasgos hasta ahora asociados a los humanos del frío. Con este fin, hemos emprendido un programa de investigación encaminado a determinar qué caracteres son heredados de antepasados más remotos y cuáles son auténticas especializaciones de los neandertales.

Aprovechando la variación detectada en El Sidrón como punto de arranque de los análisis, este ejercicio se lleva a cabo mediante el uso de técnicas de morfometría geométrica 3D y antropología virtual (Rosas et al., 2007; 2015; Bastir et al., 2010; 2015; Pérez-Criado et al., 2015) de todos y cada uno de los elementos del esqueleto. La imagen que emerge es compleja, definiendo una evolución en mosaico, en la que los sistemas anatómicos han cambiado a diferentes ritmos (Rosas et al., 2006b). Así, buena parte de la anatomía postcraneal de los neandertales parece haber surgido en el Pleistoceno Inferior y a partir de ese nuevo plan corporal se desarrollaron posteriormente algunas especializaciones (autapomorfías). Sin embargo, las evidentes especializaciones de la anatomía craneal se van configurando a lo largo del Pleistoceno Medio, permitiendo trazar la evolución del linaje neandertal.

IV.8.3 Estudios sobre el ciclo vital

Cabe destacar la preservación de elementos esqueléticos pertenecientes a un mismo individuo con posible asociación en esqueletos parciales (juveniles 1 y 2). Tal circunstancia permite abordar estudios conjuntos de crecimiento dental, cerebral y postcraneal en un mismo individuo, situación muy poco frecuente en otros yacimientos con fósiles humanos. Como elemento aglutinador de estos aspectos se encuentra la

determinación del ritmo de crecimiento en los individuos neandertales; vital para esclarecer cómo y cuándo se establece en la evolución de los homininos el peculiar y lento desarrollo ontogénico de los humanos modernos, pieza clave en el universo adaptativo de nuestra especie.

La determinación de la edad cronológica (o calendárica) de los individuos mediante técnicas de histología dental, ofrece un estándar contra el que comparar el desarrollo y maduración biológica de diferentes sistemas anatómicos. El esmalte dental crece mediante la superposición de capas concéntricas de hidroxiapatito que en sección se ven estratificadas mostrando incrementos periódicos, tanto circadianos como de otras frecuencias de periodo de entre los 6 y los 12 días (cuyo reflejo en la superficie exterior del esmalte dental es llamado *perikymata*) (ver Figura 12). El conteo de estas capas permite estimar una cronología en la formación de los dientes además de posibles alteraciones durante su crecimiento. Por ejemplo, periodos de enfermedad o crisis alimenticia prolongada ocurridos en la vida de los niños pueden afectar al crecimiento de estas capas de esmalte, de modo que dejan una alteración macroscópica en el diente (una banda de hipoplasia o de menor crecimiento). Los neandertales de El Sidrón presentan de forma regular líneas de hipoplasia, pudiéndose estimar que en todos los individuos se produjo un episodio de crisis de crecimiento a la edad aproximada de los 2,8 años. Este hecho se ha asociado al proceso del destete, cuando los niños dejan de ingerir leche materna, viéndose privados de sus capacidades inmunoprotectoras además de verse enfrentados a un cambio de dieta. Por tanto, ya por infecciones ya por bajadas en la calidad nutritiva, los neandertales experimentaban una crisis biológica al final de su periodo de niñez (Rosas et al., 2006a; 2012a).

IV.8.4 Marcadores de actividad

Algunos aspectos referidos al comportamiento se están abordando mediante el análisis de marcadores de actividad: huellas de origen antrópico aparecidas tanto en huesos como sobre los dientes como resultado de distintas actividades posturales o de manipulación. El estudio de estos marcadores y pautas de desgaste en los dientes ha sido, hasta la fecha, una de las líneas más fructíferas (Estalrich et al., 2015). Al no sufrir remodelación durante la vida del individuo, los dientes acumulan un buen número de huellas causadas por la interacción de la boca con el medio ambiente. La huella más inmediata se debe al desgaste dentario por la dieta. Sin embargo, cuando la boca se usa como una tercera mano ayudando en la realización de determinados trabajos, estos, de una forma u otra suele dejar su impronta en la superficie dental (Estalrich et al., 2013).

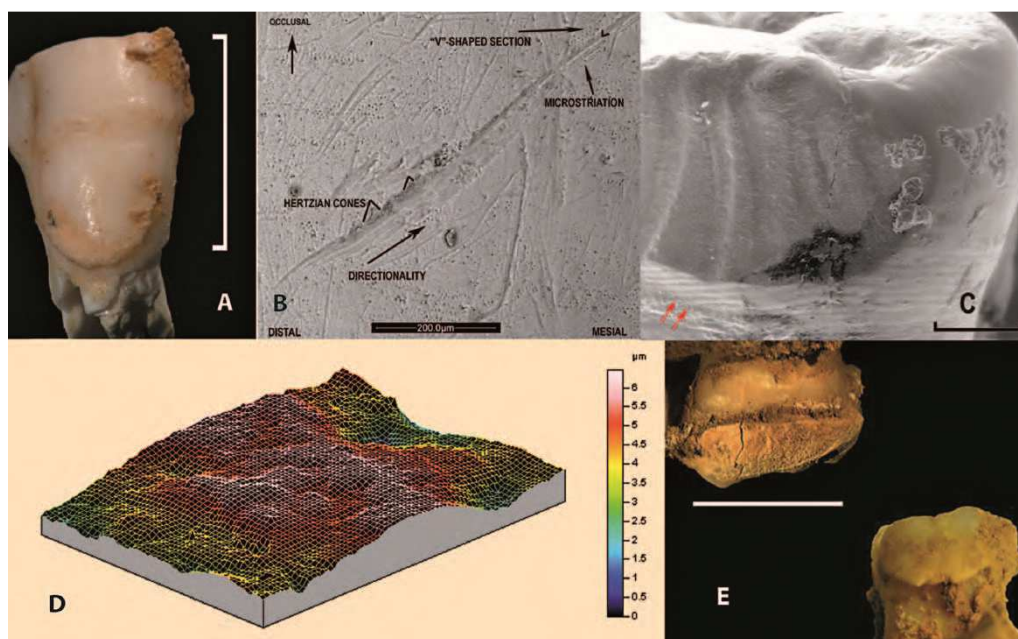


Figura 12. Imágenes de piezas dentales procedentes de El Sidrón e imágenes de observación microscópica realizadas en distintos estudios. A, hipoplasia del esmalte dental en un canino maxilar izquierdo. B, Estría cultural con morfología de marca de corte (uno de los marcadores de actividad estudiados) con los detalles morfológicos que la identifican. C, Surcos subverticales en la faceta de contacto interdental en un premolar maxilar y *perikymata* o líneas de crecimiento dental (indicados con flechas rojas). D, Representación en 3D de la superficie oclusal de un molar neandertal. E, Ejemplos de depósitos de cálculo dental (sarro) en los individuos de la colección de El Sidrón. Escala 1 cm, excepto si se indica lo contrario.

Mediante estas técnicas, hemos comprobado que todos los individuos analizados eran diestros, con la posible excepción de un individuo adulto (El Sidrón Adulto 2), que cambió su lateralidad manual por la presencia de una condición patológica dental (Estalrriich et al., 2012a; Estalrriich y Rosas, 2013; Dean et al., 2013). La distribución de marcadores de actividad en la dentición también es distinta en hombres y en mujeres por lo que hemos podido establecer una cierta división sexual del trabajo entre los neandertales (Estalrriich y Rosas 2015). Tal división ha sido considerada como uno de los pilares de la estructuración social de los grupos cazadores-recolectores. Los neandertales presentaban una división del trabajo si bien no estrictamente idéntica a la observada en los grupos actuales, ya que las mujeres y niños si podrían haber participado en las tareas de caza mayor (Kuhn y Stinner 2006; Estalrriich et al., 2012b; Estalrriich y Rosas 2015).

Una huella cuya interpretación aún se está debatiendo, pero que es muy frecuente en la muestra dental de El Sidrón, es la presencia de surcos subverticales en las facetas interdentes (Estalrriich et al., 2011), posiblemente relacionados con el ejercicio de elevadas fuerzas de masticación e introducción en la boca de materiales abrasivos, posiblemente relacionada con tareas no masticatorias.

IV.8.5 Dieta y paleoecología

El estudio de la dieta del grupo neandertal de El Sidrón se ha realizado mediante el análisis de la microtextura del esmalte dental en la cara oclusal de los molares, indicando una dieta mixta de carne y vegetales (muy abundante en este grupo) (Estalrriich et al., en prep). Además, se han realizado estudios sobre los microcontenidos atrapados en el cálculo dental o sarro de estos individuos. El sarro funciona a modo de una trampa de partículas que se incluyen en la dieta o bien que han pasado por la boca

del organismo bajo análisis. Los estudios de Hardy et al. (2012) han revelado el consumo de vegetales, la inhalación de aire cargado de humo y el empleo de plantas con fines terapéuticos, como la manzanilla y la aquilea. También se han identificado restos de madera de conífera no comestible en la mujer identificada como Adulto 5 (Radini et al., 2016), y bitumen (sustancia viscosa frecuentemente empleada como pegamento natural para enmangar herramientas) en el individuo masculino Adulto 2 (Hardy et al., 2012).

IV.9 Proyectos de futuro

Varios son los aspectos en fase de investigación y aún más las potenciales vías de análisis abiertas por el desarrollo de nuevas tecnologías. Destacamos aquí solo algunas de las más inmediatas.

Un aspecto clave aún no resuelto en la muestra de El Sidrón consiste en la asociación inequívoca de los restos postcraneales a los individuos identificados a partir de piezas dentales, un ejercicio básico para la asociación de esqueletos y la comprensión de una paleobiología orgánica. Tal asociación se ha ensayado mediante técnicas genéticas y geoquímicas sin que por el momento tengamos resultados satisfactorios. Esperamos que la aplicación de nuevas técnicas forenses a un mayor número de marcadores genéticos pueda ayudar en este fin.

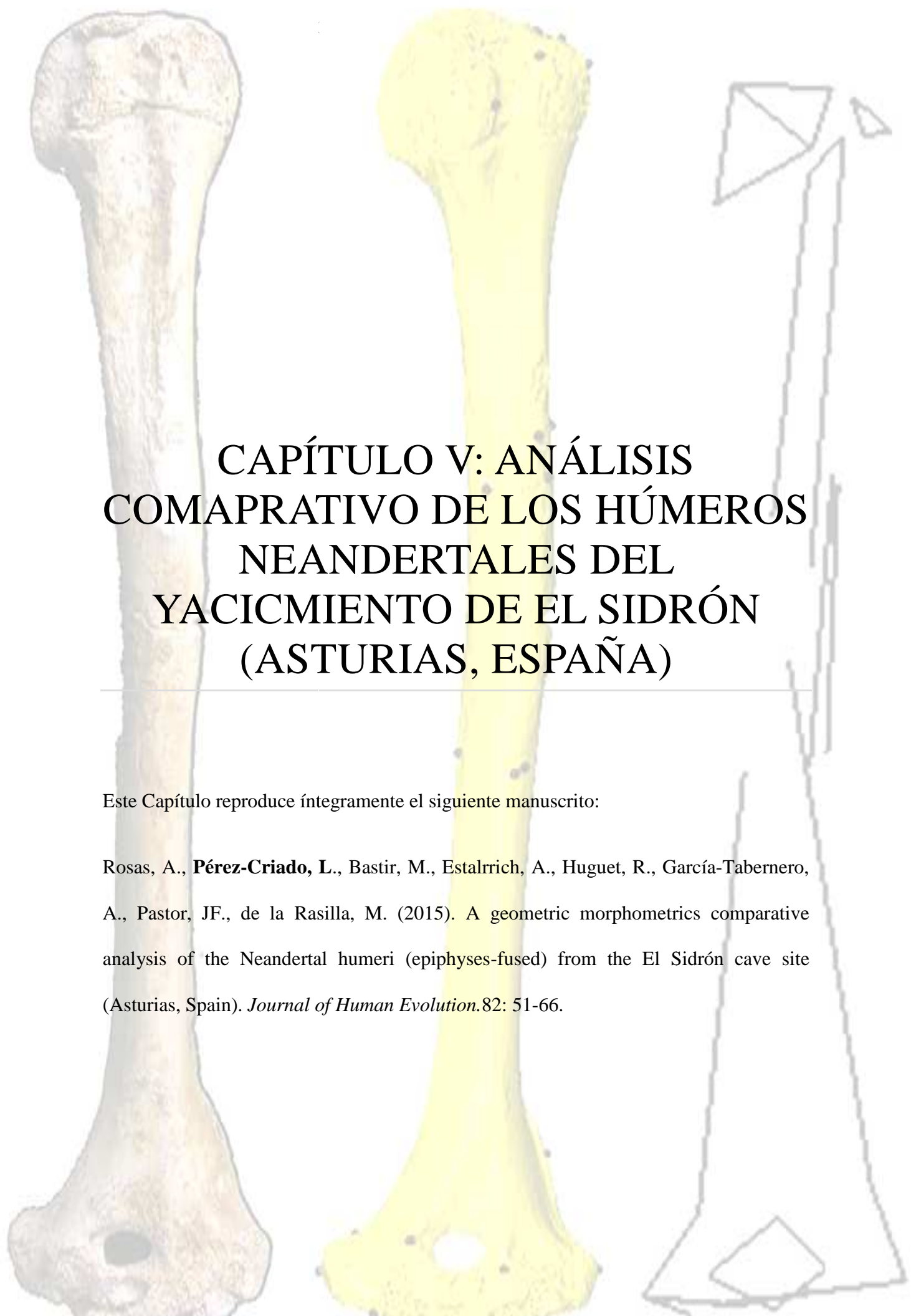
La continuación con el análisis de ADN y la genómica es pieza esencial del proyecto. Tales estudios podrán en un futuro expandirse al genotipado no sólo de genes humanos sino de organismos ligados a la biología de los neandertales, por ejemplo la biota bucal o intestinal. La exploración del bioma no humano asociado a los restos puede eventualmente abrir puertas al conocimiento de los ecosistemas del pasado

(bacterias, hongos, protozoos). Además, merece la pena destacar la posibilidad de conocer las posibles relaciones de parentesco dentro del grupo de El Sidrón mediante el genotipado de posiciones variables del genoma nuclear, así como la posibilidad de capturar y secuenciar cromosomas completos (por ejemplo el cromosoma 21, Kuhlwilm et al., in press).

Profundizar en los análisis morfométricos y determinar la polaridad de rasgos en el linaje neandertal, conociendo así el origen de su forma corporal, es un objetivo prioritario que avanza a buen ritmo gracias al empleo de nuevas técnicas de análisis ligadas a la antropología virtual. Esto nos permitirá avanzar en la discusión sobre si los llamados caracteres neandertales son en realidad autapomorfías neandertales o son caracteres primitivos heredados. Por otro lado, la presencia en el norte de la Península Ibérica de una muestra de hipotéticos antepasados de los neandertales (La Sima de los Huesos de Atapuerca), junto a sus supuestos descendientes en El Sidrón, distanciados en menos de 300 km, hacen de la comparación de estas dos colecciones una oportunidad única para explorar en detalle la evolución del linaje neandertal.

Finalmente, conocer mejor las pautas de alimentación, paleoecología y filogeografía de los grupos neandertales es un tema de creciente interés. La cada vez más evidente diferenciación de subpoblaciones neandertales, tanto en el espacio como en sus dinámicas temporales, hacen de los neandertales de El Sidrón un buen referente para el estudio. En este sentido, un aspecto hasta la fecha poco desarrollado concierne al amplio campo de los análisis isotópicos, ya que hasta el momento, tan solo el estroncio está siendo evaluado.

En resumen, queda aún mucho trabajo y esfuerzo para tratar de entender algo más de la evolución del mundo pleistoceno y en particular de los neandertales de El Sidrón (Asturias).



CAPÍTULO V: ANÁLISIS COMPARATIVO DE LOS HÚMEROS NEANDERTALES DEL YACIMIENTO DE EL SIDRÓN (ASTURIAS, ESPAÑA)

Este Capítulo reproduce íntegramente el siguiente manuscrito:

Rosas, A., **Pérez-Criado, L.**, Bastir, M., Estalrich, A., Huguet, R., García-Tabernero, A., Pastor, JF., de la Rasilla, M. (2015). A geometric morphometrics comparative analysis of the Neandertal humeri (epiphyses-fused) from the El Sidrón cave site (Asturias, Spain). *Journal of Human Evolution*.82: 51-66.

RESUMEN

En este capítulo se presenta la colección de húmeros Neandertales del yacimiento de El Sidrón, esta muestra está formada por 49 fragmentos humerales, de los que se han identificado 10 húmeros izquierdos y 8 derechos correspondientes a individuos adultos, adolescentes y a un juvenil (este último no incluido en los análisis). Una combinación de métodos de morfometría geométrica 3D y de antropometría clásica han sido utilizados para realizar un amplio análisis comparativo de la anatomía evolutiva del húmero con el principal objetivo de definir la polaridad de rasgos del húmero. De forma particular, se explora la hipótesis de que los humanos modernos presentan una morfología primitiva del húmero distal, mientras que la condición derivada se presenta en el linaje neandertal. Los análisis tridimensionales muestran mayores diferencias entre los diferentes grupos taxonómicos que la antropometría clásica. Cabe destacar que los húmeros distales de *Australopithecus anamensis* (KP-271) y de *Homo ergaster* (KNM-WT 15000) se agrupan de forma consistente con los humanos modernos, lo que puede implicar la condición primitiva de la morfología de *Homo sapiens*. La muestra de El Sidrón encaja perfectamente en el patrón Neandertal, previamente definido por una fosa olecraneana relativamente grande, así como unos pilares distodorsales estrechos. Estas características también se han tipificado en la muestra de la Sima de los Huesos (Atapuerca), en el espécimen africano de Bodo del Pleistoceno Medio, y en los restos del Pleistoceno Inferior de TD6-Atapuerca y pueden considerarse como un estado derivado. Por último, se plantea que la mayoría de las características diferentes entre los Neandertales y los humanos modernos podrían estar asociadas con diferencias estructurales en la cintura escapular y en la articulación del hombro.

V.1 Abstract

A new collection of 49,000 year old Neandertal fossil humeri from the El Sidrón cave site (Asturias, Spain) is presented. A total of 49 humeral remains were recovered, representing 10 left and 8 right humeri from adults, adolescents, and a juvenile (not included in the analyses). 3D geometric morphometric (GM) methods as well as classic anthropological variables were employed to conduct a broad comparative analysis by means of mean centroid size and shape comparisons, principal components analysis, and cluster studies. Due to the fragmentary nature of the fossils, comparisons were organized in independent analyses according to different humeral portions: distal epiphysis, diaphysis, proximal epiphysis, and the complete humerus. From a multivariate viewpoint, 3D-GM analyses revealed major differences among taxonomic groups, supporting the value of the humerus in systematic classification. Notably, the *Australopithecus anamensis* (KP-271) and *Homo ergaster* Nariokotome (KNM-WT 15000) distal humerus consistently clusters close to those of modern humans, which may imply a primitive condition for *Homo sapiens* morphology. *Australopithecus* specimens show a high degree of dispersion in the morphospace. The El Sidrón sample perfectly fits into the classic Neandertal pattern, previously described as having a relatively wide olecranon fossa, as well as thin lateral and medial distodorsal pillars. These characteristics were also typical of the Sima de los Huesos (Atapuerca) sample, African mid-Pleistocene Bodo specimen, and Lower Pleistocene TD6-Atapuerca remains and may be considered as a derived state. Finally, we hypothesize that most of the features thought to be different between Neandertals and modern humans might be associated with structural differences in the pectoral girdle and shoulder joint.

V.2 Introduction

The morphology of the humerus is thought to differ in numerous ways among later *Homo* species (Neandertals, modern humans, and other Pleistocene hominin groups; Yokley and Churchill, 2006; Trinkaus, 2012). Significant size and shape variations in the humerus have also been observed in Plio-Pleistocene hominins (McHenry and Corruccini, 1975; Senut, 1981; Senut and Tardieu, 1985; Lague and Jungers, 1996). When comparing modern humans and classic Neandertals, evolutionary variation has been identified in the projection/location of the epicondyles, degree of humeral torsion, shape of the deltoid tuberosity, olecranon fossa size, and the relative size of the lateral and medial pillars, among other features (Vandermeersch and Trinkaus, 1995; Carretero et al., 1997; Yokley and Churchill, 2006). In the absence of further fossil evidence, it could be expected that the difference between these two human forms could have emerged in the evolutionary differentiation of the two human evolutionary lineages, since modern humans and Neandertals shared a recent common ancestor.

It has been proposed that Neandertal distal humerus morphology represents a derived or specialized form, and hence some traits (e.g., narrow pillars/broad olecranon fossa) have traditionally been included in the category of “Neandertal features” (Arsuaga and Bermúdez de Castro, 1984; Carretero et al., 1997). The humerus shape seen in modern humans is thought to be the unchanged or primitive state. For example, Yokley and Churchill (2006: 614) concluded that “Australopiths (...) are morphologically more similar to modern humans than to Neandertals, which suggests that modern human distal humeral morphology is primitive and that of the Neandertals is derived” (see also McHenry and Brown, 2008). Trinkaus (2012) reported that modern humans (from late Middle Pleistocene to recent) display a pattern similar to Early

Pleistocene specimens (e.g., Dmanisi, Nariokotome), again indicating that the modern human distal humeral shape may be primitive (but see Lague, 2014). Therefore, the simplest model would state that the derived expression (e.g., narrow pillars/broad olecranon fossa) emerged in the evolution of the Neandertal lineage after the divergence from the last common ancestor (LCA) with modern humans. Under this scenario, distal humerus traits would be properly labeled as “Neandertal features.” This suggestion was partially supported by Carretero et al. (1997) when they reported that the Atapuerca-SH Middle Pleistocene sample, representing the putative direct ancestor of Neandertals, already displayed “Neandertal features.” However, an improved fossil record has failed to validate this model. “Neandertal morphology” has also been recognized in the Lower Pleistocene TD6-Atapuerca remains (Bermúdez de Castro et al., 2012), which correspond to a time that redates the hypothetical last common ancestor for Neandertals and modern humans (Bermúdez de Castro et al., 2012). Consequently, and discarding for the moment the hypothesis that TD6 *Homo antecessor* fossils may really correspond to the LCA of Neandertals and modern humans (as previously proposed by Bermudez de Castro et al., [1996]), the TD6 evidence reveals that “Neandertal features” from the distal humerus were already present in hominins that predated the differentiation of the Neandertal lineage. This finding has raised the possibility that so called “Neandertal features” may actually represent retained features that were inherited from a still unknown ancestor (as previously hypothesized by Carretero et al., [1997]), and, consequently, that those features had been maintained for at least a million years.

African fossils chronologically intermediate between *Homo ergaster/erectus* and modern humans show a more confusing pattern. Broken Hill E.898 displays a modern morphology (Yokley and Churchill, 2006; Trinkaus, 2012; although a recent study by

Trinkaus [2012] recommended the exclusion of the Broken Hill specimen from analyses until a better chronological framework is available). By contrast, a Neandertal-like set of features was also present in the African mid-Pleistocene Bodo specimen (Carretero et al., 2009) and in the olecranon morphology of other African samples (Churchill et al., 1996). Yokley and Churchill (2006) have suggested that the Middle Pleistocene specimen from Baringo, as well as specimens from the Klasies River Mouth and Border Cave sites (i.e., early modern humans from South Africa), would show Neandertal-like distal humerus morphology. To further complicate the matter, these features were also present in later populations from Dolni Vestonici (Europe) and Tianyuan (China; Shang and Trinkaus, 2010), weakening the hypothesis of Neandertal specificity. Under this scenario of morphological variation, we would see early *Homo* (Nariokotome, Dmanisi) displaying primitive features, chronologically intermediate populations showing the derived condition in varying frequencies, and modern humans showing the primitive condition again. This fits the pattern described by McHenry and Brown (2008: 640), whereby “older fossil hominins have more modern looking postcrania than younger ones” (but see Lague, 2014).

Possible explanations for this have come from several sources. To reconcile the evidence, Yokley and Churchill (2006) considered the possibility of homoplasy, which results from similar behavioral practices and is epigenetically induced rather than genetically determined, and could be responsible for this “erratic” pattern. Alternatively, an evolutionary reversal, affecting the postcranial skeleton and specifically the humerus, could have occurred (McHenry and Brown, 2008; Trinkaus, 2012). Another explanation was proposed by Bermúdez de Castro et al. (2012), who developed a frequency-based model related to the polymorphic nature of features. Based on this, the derived condition (e.g., “Neandertal features”) would have appeared in a pre-*H. antecessor*

population (subsequent to *H. ergaster*), which should have maintained a relatively high frequency of the plesiomorphic state for the feature. Descendant populations would have differentially inherited the distinct “morphological alleles.” In particular, late Early Pleistocene European populations would have received a much larger proportion of these alleles. In Africa, descendant populations should have maintained both primitive and derived states at different frequencies, becoming relatively fixed only late in *Homo sapiens* evolution.

In view of these sometimes contrasting interpretations, the polarity and phylogenetic meaning of some taxonomically useful humeral characteristics remain unsolved, and the present study aims to contribute to this debate. Previous investigations using landmark-based techniques have proved to be useful for the clarification of humeral morphological determinants (Lague and Jungers, 1999; Bacon, 2000; Arias-Martorell et al., 2012; Holliday and Friedl, 2013), whereas more traditional studies have found it difficult to thoroughly quantify complex anatomical regions (e.g., proximal humeral head; Carretero et al., 1997). We combine classic anthropological methods with standard three-dimensional (3D) geometric methods to perform a broad comparative analysis of the unpublished fossil Neandertal humeri (epiphyses-fused) collection discovered at the El Sidrón site (Asturias, Spain) to further question whether so-called “Neandertal features” correspond to derived, primitive, or homoplastic states. Related to this, we also consider whether humerus features behave as independent traits or are part of a more general anatomical system.

Specifically, we first explore the magnitude of intra-sample Neandertal variation and question whether the morphological pattern referred to as “Neandertal” is fixed at the population/species level or if it varies with respect to size, sexual, genetic, or

functional characteristics. If fixed, we expect low variability within the El Sidrón sample. Second, we aim to better define the polarity of humerus traits. In particular, we explore the hypothesis of a “modern human distal humerus primitive condition” versus a “post-ergaster-but-not-modern-human derived condition” (previously referred to as “Neandertal-features”). Under this hypothesis, greater similarity among modern humans and early hominins might be expected as well as a distinctive occupation of the morphospace by the Neandertal-like specimens. Third, we use PCA to help understand variation and covariation patterns in shape variables in order to explore whether hominin humerus features might be considered isolated or as a part of a more integrated system comprising the complete humerus and perhaps the pectoral girdle.

V.3 Materials and methods

V.3.1 Conservation and inventory of the humeri remains

A total of 49 humeral remains were recovered from the El Sidrón site. Several fragments have been glued together, representing 10 left and eight right humeri (Table 4). The sample is made up of adult, adolescent, and juvenile individuals; the juveniles are not included in the analyses. Antimere identification was difficult due to the fragmentary state of the specimens. In this regard, the only exception concerns Juvenile 1, whose right and left humeri were identified based on common developmental stage (Scheuer and Black, 2000) and overall similarity. The distal epiphysis proved to be the best represented humeral part in the El Sidrón sample, in accordance with previous studies indicating the superior taphonomic durability of this anatomical region (McHenry and Brown, 2008; Trinkaus, 2012).

**CAPÍTULO V: ANÁLISIS COMAPRATIVO DE LOS HÚMEROS NEANDERTALES DEL
YACIMIENTO DE EL SIDRÓN (ASTURIAS, ESPAÑA)**

Table 4. El Sidrón fossil humeri collection. Inventory number, side and ontogenetic period of each fragment are shown.

| Catalog number of the specimens | Humerus number | Side | Age and individual attribution | Sex estimation | Preserved region |
|---------------------------------|----------------|-------|--------------------------------|----------------|--|
| SDR-036 + SDR-042 | Humerus 1 | Right | Adult 1, 2 or 6 | Male | Distal fragment. |
| SD-929 + SD-356a | Humerus 2 | Right | Adult 1, 2 or 6 | Male | Distal fragment. |
| SDR-035 + SDR-041 | Humerus 3 | Left | Adolescent 3 | Male | The most complete humeri, the distal region of the distal join and the anterior part of the proximal epiphysis are absent. |
| SDR-037 | Humerus 4 | Right | Adult 3, 4 or 5 | Female | Distal fragment. |
| SDR-038 + SDR-048 | Humerus 5 | Left | Adult 3, 4 or 5 | Female | Diaphysis and distal fragment. |
| SDR-039 + SDR-040+ SD-736a | Humerus 6 | Left | Adult 1, 2 or 6 | Male | Diaphysis. |
| SD-1438 | Humerus 7 | Left | Adolescent 1 | Male | Distal fragment without medial epicondyle (unfused). |
| SD-1208a + SD-1208c + SD-1329 | Humerus 8 | Right | Adult 3, 4 or 5 | Female | Fragment of diaphysis and distal epiphysis. |
| SD-1433 + SDR-201 + SDR-207 | | | | | |
| SD-2143 | Humerus 9 | Left | Adolescent 2 | Female | Diaphysis |
| SDR-046+ SDR-243 | Humerus 10 | Left | Adult | | Distal shaft and lateral epicondyle. |
| SD-334a | Humerus 11 | Right | | | Shaft fragment. |
| SD-1437+ SD-1511 | Humerus 12 | Right | Adult | | Distal shaft fragment. |
| SD-695h | Humerus 13 | Right | Adult | | Distal shaft fragment. |
| SDR-047 | Humerus 14 | Left | Adult | | Shaft fragment. |
| SD-1313 + SD-710 | Humerus 15 | Left | Adult | | Shaft fragment. |
| SDR-218b + SDR-218f + SD-1343c | Humerus 16 | Left | Adult | | Shaft fragment. |
| SD-2180 | Humerus17 | Right | Juvenile 1 | | Proximal diaphysis (unfused). |
| SD-1717 | Humerus18 | Left | Juvenile 1 | | Distal diaphysis (unfused). |
| SD-1306 | | Right | Adult | | Coronoid fossa. |
| SD-1322 | | Right | Adult | | Proximal diaphysis. |
| SD-1656 | | Right | Adult | | Shaft fragment. <i>Pectoralis major</i> attachment. |
| SD-1157 | | Right | Adult | | Capitulum |
| SD-1122a | | Left | | | Coronoid fossa. |
| SD-253 | | Left | Adult | | Medial trochlea. |
| SD-1100 +SD-1163b | | Left | | | Lateral trochlea. |
| SD-1332 | | Left | | | Shaft fragment. Deltoid attachment. |
| SD-1618 | | Left | Adolescent | | Proximal epiphysis. |
| SD-1432 | | Left | | | Shaft fragment. |
| SD-362 | | | | | Shaft fragment. |
| SD-1417 | | | | | Shaft fragment. |
| SD-1163a | | | | | Trochlea fragment |
| SD-1425 | | | | | Shaft fragment. |

V.3.2 Comparative sample

Two *H. sapiens* collections have been used as a basis for our comparative analyses. The first is from a twentieth century known age and sex population from Palencia (Spain), which belongs to the Paleoanthropology Group of the Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN-CSIC; Madrid) and the Anatomical Museum of the

Valladolid University (Spain; n = 88 right humeri: 45 males and 43 females). The second sample is of unknown age and sex and represents a seventeenth century population excavated from the Plaza de Ramales (Madrid, Spain; n = 15 right humeri; housed at MNCNCSIC). The extant species comparative sample also includes humeri from chimpanzees (n = 20: 10 males and 10 females) from the Anatomical Museum of the Valladolid University (UVa, Valladolid, Spain). In order to avoid the potential effects of laterality, only right side humeri were included in our analyses.

The Neandertal comparative sample comprises high-quality casts of the Feldhofer, La Ferrassie 1, and Lezetxiki specimens as well as virtual reconstructions of the Régourdou 1, Spy, and Krapina (MNCN-CSIC) remains. In addition, casts of AT-25 (*Homo heidelbergensis*), KNP-KP 271 (*Australopithecus anamensis*), A.L. 288-1s (*Au. afarensis*), STW 431 (*Au. africanus*), KNM-ER 739 (*Paranthropus boisei* or *H. habilis*), and KNM-WT 15000 (*H. ergaster*) were added to the sample.

V.3.3 Morphometric analyses

Here, 3D geometric morphometric techniques based on landmark configurations were employed for most of the analyses. For each complete humerus, we collected 43 homologous landmarks (Table 1; Fig. 7) with a MicroScribe 3D digitizer. Amira software (Stalling et al., 2005) was used to collect the landmarks for virtual specimens. In order to test for intra-observer error between the two digitization methods, the most complete humerus from the El Sidrón site was measured five times using the MicroScribe device and repeated five additional times with Amira. These digitizations were compared with other Neandertal humeri via Procrustes distances. The largest Procrustes distance between repetitions (0.038) was less than the smallest Procrustes

distance measured (0.049). Therefore, we considered the intra-observer error admissible.

Sexual differences among El Sidrón humeri were explored by means of published criteria of sexual differences in living human populations (Carretero et al., 1995; Alemán-Aguilera et al., 1997; Iscan et al., 1998; Steyn and Iscan, 1999; Ríos Frutos, 2005; Kranioti et al., 2009), along with a mean sex 3D shape comparison based on the modern human sample from Palencia (Spain). In this regard, mean shape comparison analyses were performed to determine the foremost dimorphic features of humeri from modern human males and females. Specifically, the average shapes from female and male bones were superimposed and sexual dimorphism criteria were extracted (see below).

Due to the fragmentary nature of the fossils and to maximize the number of specimens included in our study, evolutionary morphological comparisons were independently conducted for different humeral portions, including the distal epiphysis, diaphysis, proximal epiphysis, and complete humerus. Missing landmarks varied by number, position, and analysis. Therefore, they were estimated by regression or spline (Gunz et al., 2009), as presented in Tables 5 and 6.

For comparative analysis, a partial Procrustes superimposition was performed, allowing rotation, scaling, and translation of the landmark coordinates (Bookstein, 1991; O'Higgins, 2000; Slice, 2007; Mitteroecker and Gunz, 2009). The mean centroid sizes (CS) of Neandertals and modern humans were compared by Student's t-test using SPSS v.20 software (IBM Corp., 2011). Mean shape comparisons were subsequently

carried out based on Procrustes distances, and a permutation test was performed using the MorphoJ software package (Klingenberg, 2011).

Table 5. List of fossils employed in distal epiphysis analysis. With estimation method and estimated landmarks used in incomplete fossils (r: right, l: left).

| Distal epiphysis (Lm: 1-18) N=22 | | | |
|---|-------------------|----------------------|--------------------------|
| Complete | Incomplete | Estimating Lm | Estimating method |
| Feldhofer (r, l) | Ferrassie (r, l) | 13 | Spline |
| Sidrón H.2 (r) | Sidrón H.1 | 8 | Spline |
| Sidrón H.4 (r) | Spy 1(r) | 8 | Spline |
| Regourdou 1 (r, l) | Spy 2 (r) | 1-3 | Regression |
| Spy 2(l) | Krapina 169(r) | 8 | Spline |
| Krapina 160 (l) | Krapina 171 (r) | 2-3, 6, 8 | Regression |
| Krapina 162 (l) | Krapina 174 (r) | 8, 13, 17 | Regression |
| Krapina 170 (r) | Sidrón H.7 (l) | 8 | Spline |
| Lezetxiki (r) | Krapina 159 (l) | 8 | Spline |
| | Krapina 166 (l) | 18 | Spline |

Table 6. List of fossils employed in diaphysis analysis. With estimation method and estimated landmarks used in incomplete fossils (r: right, l: left).

| Diaphysis (Lm: 13, 17-26) N=18 | | | |
|---------------------------------------|-------------------|----------------------|--------------------------|
| Complete | Incomplete | Estimating Lm | Estimating method |
| Feldhofer (r, l) | Krapina 177 (r) | 17 | Spline |
| Ferrassie (r, l) | Sidrón H.6 (l) | 17 | Spline |
| Sidrón H.3 (l) | Sidrón H.9 (l) | 13, 18, 26 | Spline |
| Sidrón H.5 (l) | Spy 2 (r) | 26 | Spline |
| Regourdou 1 (r) | Spy1 (r) | 22 | Spline |
| Spy 2(l) | Spy1 (l) | 13, 17-18 | Spline |
| Lezetxiki (r) | Krapina 165 (l) | 22, 24-26 | Spline |
| | Krapina 167 (l) | 13, 17-18 | Spline |
| | Krapina 168 (l) | 17 | Spline |

Principal component analysis (PCA) was conducted with the Morphologika2 v2.5 software program (O'Higgins and Jones, 2006) in order to explore the within and between variability and distribution of the samples in the morphospace. Procrustes distances were also employed to evaluate the morphological similarity among recent and fossil samples. Similar to Harvati et al. (2007) and Bastir et al. (2008), a minimum spanning tree (MST; i.e., the graph linking all dataset specimens using the smallest sum of distances) was created using the NTSys program (Applied Biostatistics Inc., 1986-2000) and plotted in principal component space in order to better visualize relationships between individual specimens/samples upon which to later explore polarity trait hypotheses. In the case of chimpanzees, only male and female means were used in the trees. For modern humans, the Ramales sample mean as well as the male

and female means for the Valladolid sample were employed in order to simplify the visualization. Procrustes distances were also used for sample clustering using the complete-linkage clustering agglomerative method.

In order to make comparisons with other studies, we also determined traditional measurements (i.e., biepicondylar breadth, olecranon fossa breadth, medial and lateral pillar thicknesses) of the distal epiphysis, which is the most frequently studied humeral structure; comparative data were collected mostly from Carretero et al. (1997) and Bermúdez de Castro et al. (2012). The torsion/retroversion angle (i.e., the angle between the distal articular axis and proximal midhumeral axis) was also measured with a torsionmeter, following the methods of Rhodes and Churchill (2009). Moreover, similar to studies by Trinkaus et al. (1994) and Bermúdez de Castro et al. (2012), several measurements and morphological indications were used to identify specific locations from the distal end of the diaphysis, as established by mean percentage distances.

V.4 Description of the El Sidrón humeri

Humerus 1 (SDR-036 + SDR-042; Figs. 13 and 14) is a large adult right distal humerus with elevated cortical thickness (7.7 mm at the medial wall) measured at 25% down the length of the diaphysis. The specimen shows a large but non-perforated olecranon fossa. Both epicondyles are highly projecting and there is a wide lateral pillar. Moreover, the capitulum and coronoid fossa are relatively large. Also, several cut marks are visible on the medial pillar (Rosas et al., 2012).

Humerus 2 (SD-929 + SD-356a; Figs. 13 and 14) is a large adult right distal humerus, representing the largest humerus specimen of the El Sidrón sample (based on both centroid size and linear measurements). Both epicondyles are highly projecting,

with a marked trochlear groove and an extremely large medial trochlea. The specimen also has a wide olecranon fossa with a perforated septum and a relatively shallow radial fossa. In addition, a well- marked lateral supracondylar ridge ascends high in the diaphysis (Fig. 13).

Humerus 3 (SDR-035 + SDR-041; Figs. 15 and 16) is a nearly complete left humerus. It belongs to an adolescent with fused distal epiphyses but incomplete fusion of the proximal one. It displays projecting epicondyles, a marked trochlear groove, and a perforated olecranon fossa. It also has a slim shaft and marked muscle insertions, including the most prominent point of the lateral supracondylar ridge, which remains located low in the diaphysis. Deltoid tuberosity crests are slightly divergent. Notably, Humerus 3 presents a proportionally large humeral head and small greater tubercle in the context of El Sidrón sample.

Humerus 4 (SDR-037; Figs. 13 and 14) is a medium-sized right distal humerus, compared to other specimens in the sample, that has relatively thick cortical bone (6.5 mm). Humerus 4 shows less projection of the epicondyles, with the proximal point of the medial trochlea projecting anteriorly and distally. It also presents a perforated olecranon fossa. The extensor carpi radialis longus enthesis is the most marked in the sample. Humerus 4 displays an obvious, flaring lateral supracondylar crest.

Humerus 5 (SDR-038 + SDR-048; Figs. 15 and 16) is a left humerus that has a mostly preserved diaphysis. The lateral epicondyle is less projecting when compared to Humeri 1 and 2. Moreover, it shows well-marked muscle insertions in the shaft, and its deltoid tuberosity crests are more divergent than in Humerus 3. An acute and well-marked supracondylar ridge can be distinguished but does not stand out conspicuously from the diaphyseal profile.

Humerus 6 (SD-736a + SDR-040 + SDR-039; Figs. 4 and 5) is a robust left diaphysis with prominent muscle insertions that give rise to a square cross-sectional shape. The deltoid tuberosity crests are slightly divergent (see Fig. 17), and the torsion canal is evident.

Humerus 7 (SD-1438; Figs. 15 and 16) corresponds to an adolescent left distal humerus, which displays an unfused medial epicondylar epiphysis (not preserved). It shows a wide and flaring most prominent point of the lateral supracondylar ridge low in the diaphysis. The capitulum is relatively small. Additionally, the specimen presents a projecting lateral epicondyle, indistinct trochlear groove, anteriorly projecting proximal point of the medial trochlear, and perforated olecranon fossa. There is also secondary remodeling of the small fossa of the olecranon fossa (see Fig. 18).

Humerus 8 (SD-1208a + SD-1208c + SD-1433 + SD-1329 + SDR-201 + SDR-207; Figs. 13 and 14) represents a right specimen and is composed of several fragments found during different excavation seasons. It has a highly projecting medial epicondyle, which displays a deep fossa for tendinous attachment. The proximal point of the medial trochlea projects anteriorly and distally, and the olecranon fossa is non-perforated. Muscle insertions are smooth in the diaphysis, and cortical thickness is moderate compared to other specimens in the sample.

Humerus 9 (SD-2143; Figs. 15 and 16) is a small and gracile specimen, preserving only a portion of the diaphysis. Its deltoid tuberosity crests are slightly divergent (almost parallel).

Humerus 10 (SDR-046 + SDR-243; Figs. 15 and 16) is a left distal humeral diaphysis fragment missing the distal epiphysis. Cortical wall development is moderate

(5.5 mm thick). A flaring, but low positioned, lateral supracondylar ridge can be observed in the diaphysis.

SD-1618 (Figs. 15 and 16) is a proximal left humerus from an adolescent. Thus, the distal epiphysis displays an active fusion process. A wide and well-defined bicipital groove is also present.

SD-1322 (Figs. 13 and 14) is a small portion of a right proximal diaphysis with well-marked muscular attachments and thick cortex.

V.4.1 Age at death and minimum number of individuals (MNI)

The left humeri represent an MNI of 10, with at least eight individuals represented by the right humeri. Among the specimens, six correspond to adults and three present some degree of incomplete epiphyseal fusion. In addition, both the right and left humeri from the juvenile individual (Juvenile 1; Rosas et al., 2013) show distal and proximal unfused epiphyses (not preserved). Within the adolescents, complete distal epiphyses are fused in Humerus 3 and Humerus 7, but the medial epicondyle epiphysis was completely unfused in the latter at the time of death. According to Scheuer and Black (2000), distal epiphyses fuse on average earlier than proximal ones, establishing a younger age for Humerus 7 than Humerus 3.

V.4.2 Size variation and sexual dimorphism

Our mean sex shape comparison revealed significant differences ($p < 0.0001$) among males and females in the modern human sample from Valladolid (Spain). Based on this analysis, the criteria used for sex assessment in the fossil sample included a higher biepicondylar/articular breadth in males. Moreover, modern human males

displayed greater projection of both epicondyles, with the medial end of the lateral pillar projecting posteriorly, as well as a capitulum that is taller than it is wide.

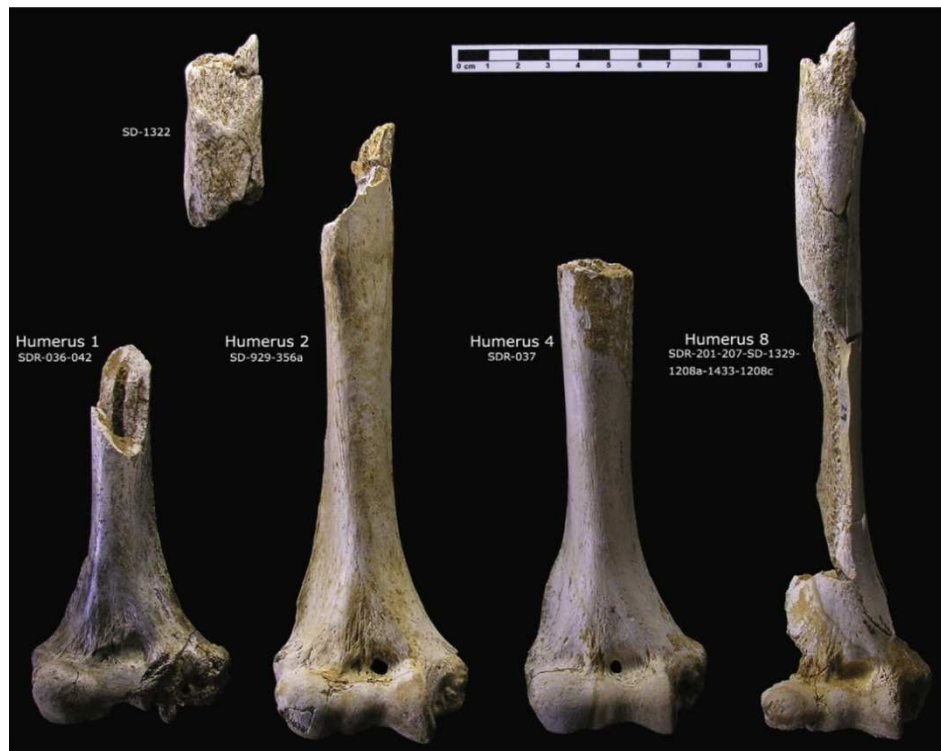


Figure 13. Anterior view of the right humeri from the El Sidrón site (Asturias, Spain). Scale in cm.

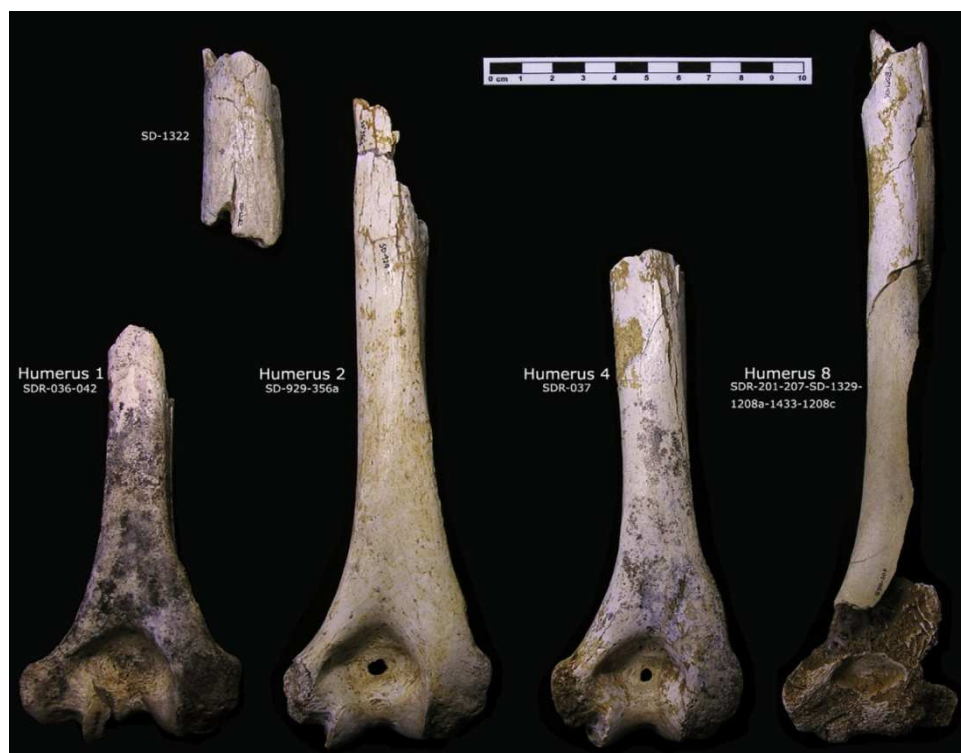


Figure 14. Posterior view of the right humeri from the El Sidrón site (Asturias, Spain). Scale in cm.



Figure 15. Anterior view of the left humeri from the El Sidrón site (Asturias, Spain). Scale in cm.



Figure 16. Posterior view of the left humeri from the El Sidrón site (Asturias, Spain). Scale in cm.

In females, the most prominent point of the supracondylar ridge is more proximal, and the junction line of the anteroproximal trochlea is more distally inclined. Analysis of the main dimorphic traits in the proximal region revealed a more posterior

orientation of the humeral head in males and more open intertubercular grooves in females. Results related to the application of these criteria to the El Sidrón humeri can be found in Table 4.



Figure 17. Detail of the deltoid tuberosity morphology in the Humerus 5 and Humerus 6 from the El Sidrón site (Asturias, Spain) in lateral view. Scale in cm.



Figure 18. Olecranon fossa detail of the 2 and 4 right humeri, and 3 and 7 left humeri from the El Sidrón site (Asturias, Spain). Note the elevated remodeling activity. Scale in cm.

V.4.3 Assignment of humeral remains to the El Sidrón individuals

Considering size, sex, and age at death, the humeral remains have been tentatively attributed to previously dentally-identified individuals (Rosas et al., 2012, 2013), some of which have a genetically-established sex (Lalueza-Fox et al., 2012). A

tentative assignation to adolescent individuals has been proposed (see Table 1), but no convincing criteria have been found for the adults.

V.5 Morphological characteristics of the El Sidrón humeri

V.5.1 Distal epiphysis

The El Sidrón humeri display a wide and high olecranon fossa with thin distodorsal pillars, especially the medial one, mimicking the pattern found in both classic Neandertals and Atapuerca-SH samples. Notably, there was a narrow range of intra-sample variation detected for the El Sidrón humeri (Fig. 19A). The lateral pillar index indicated a similar but less extreme position of this sample (Fig. 19B). Modern humans show a different pattern, with generally relatively small olecranon fossa and wide distodorsal pillars.

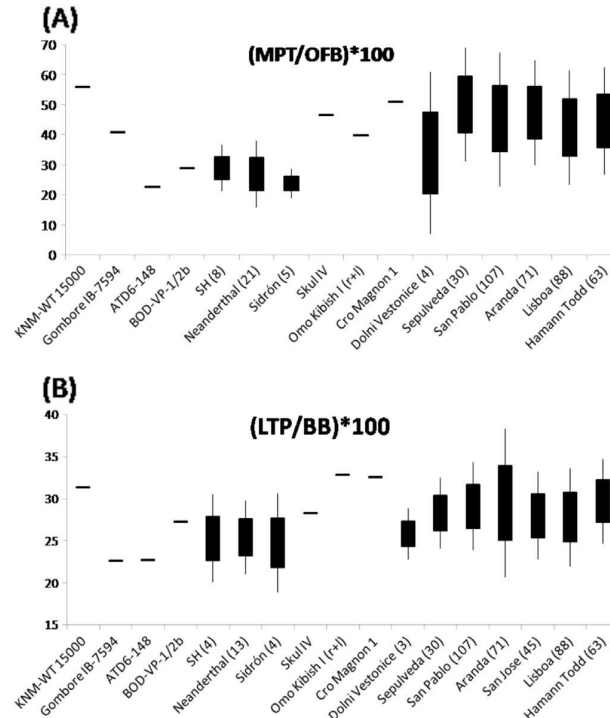


Figure 19. Box and whisker plot for some relative dimensions of the distal humeri. A) Medial pillar index (medial pillar thickness/olecranon fossa breadth)*100 calculated for El Sidrón sample. B) Lateral pillar index (lateral pillar thickness/biepicondylar breadth)*100 calculated for El Sidrón sample. Comparative data from Bermúdez de Castro et al. (2012). Numbers in parentheses indicate sample sizes.

Study of Procrustes-based mean comparisons of centroid size and 3D shape also revealed significant differences between Neandertals and modern humans ($p < 0.0001$ in both cases). PCA showed that the aforementioned traits could be considered to be a partial aspect of the distal epiphysis morphology, considered as a whole. The first two PCs explained 47.15% of the variation and clearly separated the taxonomic groups. PC1 showed a discrete polarity between modern humans and chimpanzees, while Neandertals occupied an intermediate position (Fig. 20). Fossils from El Sidrón are distributed in the middle of the Neandertal sample.

Next, the MST based on Procrustes distances was overlaid onto the PC1-PC2 plot (Fig. 21). The links between specimens using the minimum spanning distances closely mirrored the distribution of samples in the PC plot. The first two PCs could be taken to represent the overall pattern of variation. This is also consistent with the association found in a phenetic tree based on Procrustes distances (Fig. 22). Several associations could be detected. First, chimpanzee cases occupied a distinctive branch (and area) in the morphospace, together with *Au. africanus* and ER739. Second, modern humans, WT-15000, and *Au. anamensis* were grouped at the other end of the cluster. In the central region of the diagram, Neandertals formed a consistent cluster, without any grouping apparent in the El Sidrón specimens. Finally, the *Australopithecus* specimens showed a high degree of dispersion and were distributed across the different branches. Taken together, distal humerus morphology revealed an obvious and consistent pattern of differences between the distinct hominin samples, which was reflected by a well-delimited distribution in the morphospace (Figs. 20-22).

In addition, the features of taxonomic value (olecranon fossa-lateral pillars complex) vary as part of a spatial configuration affecting the complete distal humerus

(see analyses of the complete humerus). First, in Neandertals, the medial half of the distal humerus is located more proximally and posteriorly; there is also a relative increment of the medial trochlear articular surface and it is located in a more distal and anterior position. Second, the lateral half is relatively larger in the Neandertal sample compared to modern humans, and the location of the lateral epicondyle is located in a more proximal position in relation to the capitulum. Also, the most prominent point of the lateral supracondylar ridge is located in a higher position than in *H. sapiens*.

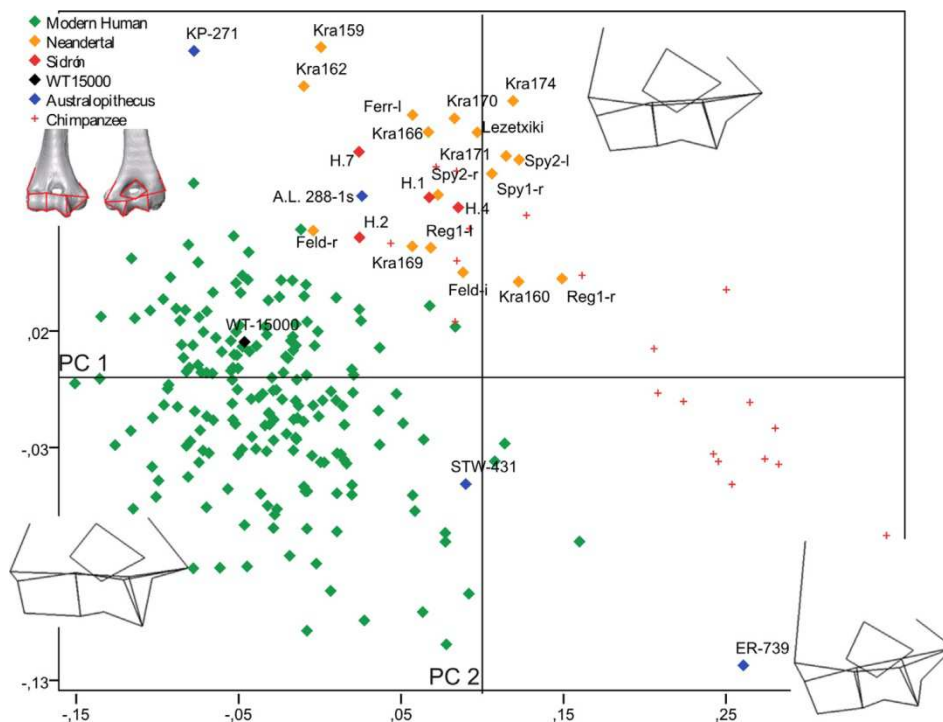


Figure 20. Scatter plot of the PCA shape space of the distal humerus, showing the first two PCs. Green rhomboids represent the modern human populations, orange rhomboids the Neandertal sample, and red rhomboids the El Sidrón fossils; the black rhomboid is KNM-WT 15000, blue rhomboids are the *Australopithecus* specimens, and red crosses are the chimpanzee samples. A picture with the wireframes superimposed is located in the top left hand corner.

V.5.2 Proximal region: morphology of the lesser tubercle

This anatomical region is badly represented in the El Sidrón sample. Humerus 3 preserves the lateral end of the lesser tubercle, which is anteriorly projecting, contributing to the formation of a deep bicipital or intertubercular groove. In contrast,

SD-1618 solely preserves the distal end of the tubercle swellings, but it was possible to deduce that this anatomical region was also projecting.

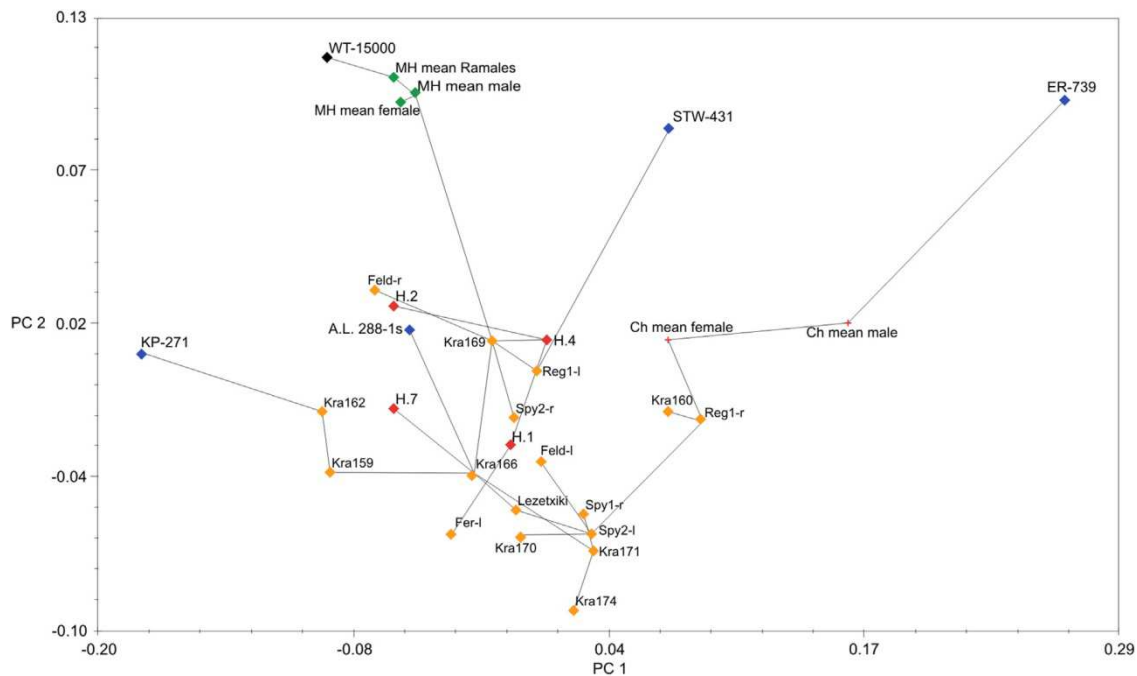


Figure 21. Minimum spanning tree (MST) projected onto the principal components space of the distal humeri sample. The symbols are the same as in Fig. 20.

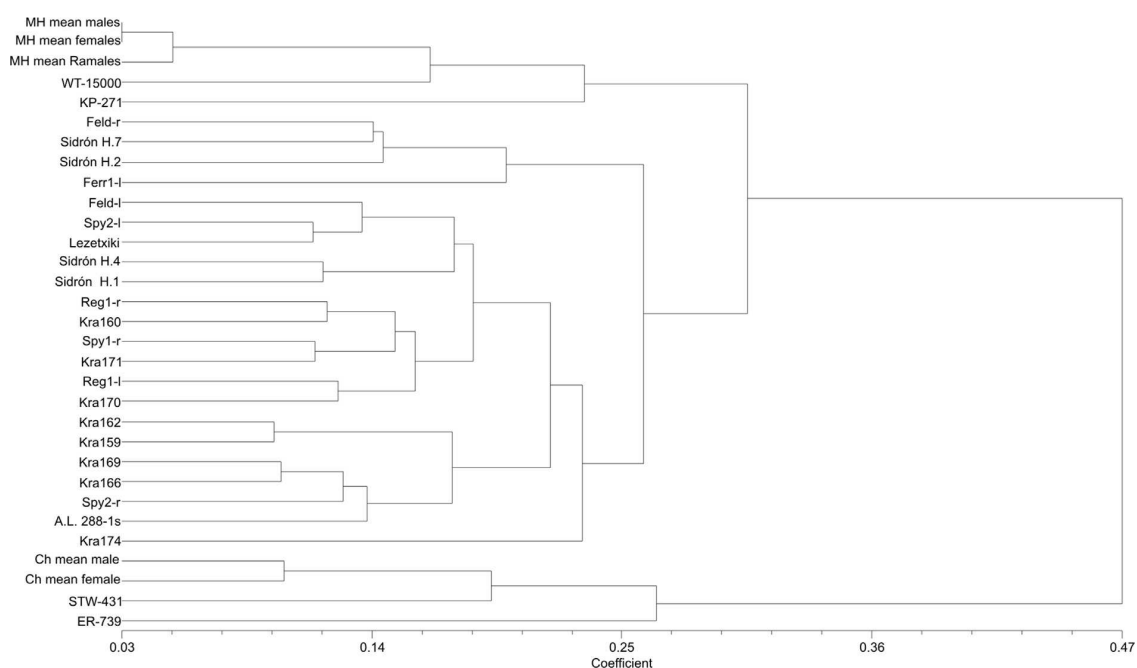


Figure 22. Complete-linkage clustering of the distal humeri sample. MH: modern human, Ch: chimpanzee.

Our 3D geometric morphometric analyses of the El Sidrón Humerus 3 and Sima de los Huesos AT-25 specimen were based solely on shared anatomical portions (described by landmarks 22, 24-31, 33, 39, 41, 43: head, lesser, and greater tubercles ridges). Centroid size comparison did not indicate significant differences ($p = 0.13$) between Neandertals (including AT-25) and modern humans, but the mean shape comparison revealed significant differences ($p = 0.01$). Corroborating previous findings, the principal differences were related to the projection of the lesser tubercle. Further analysis of the complete proximal Humerus 3 (preserved region represented by landmarks 27-31, 33, 39-41, 43: head and greater tubercle) indicated that there was a difference in size ($p = 0.022$), but not shape ($p = 0.14$), with the Neandertal proximal epiphysis larger than in modern humans. However, additional anatomical differences between Neandertals and modern humans can be observed, including a larger greater tubercle and posterior orientation of the humeral head in Neandertals (see also the analysis of the complete humeri).

V.5.3 Diaphysis

Muscular entheses. Certain variation in muscular entheses can be found in the El Sidrón sample. For instance, while Humerus 6 displays strong muscular relieves, some other cases of very weak muscular marks are found in the sample (e.g., Humerus 9). Overall, in the El Sidrón sample we do not observe a different pattern of muscular impressions as compared to modern humans.

Deltoid tuberosity. Shape of the deltoid tuberosity in the El Sidrón specimens (Figure 17) conforms to the “closed” tuberosity morphology, as defined by Carretero et al. (1997) (i.e., “the lateral crest of the tuberosity is parallel to the shaft axis and either does not reach the lateral border of the diaphysis, or reaches that border close to the

surgical neck” p. 398). All of the El Sidrón humeri present two crests on the deltoid tuberosity. However, in our 3D multivariate analyses we did not find evidence to support Carretero et al.’s (1997) notion. When comparing only the diaphysis data subset, we found that there were no significant differences in mean size ($p = 0.61$). However, mean shape comparison revealed significant differences between the two human groups ($p < 0.0001$).

Shape space PC1 (Fig. 23) explains 34% of the sample variability and showed that the most notable differences were related to the position of the coracobrachialis muscle attachment, which is located in a lower position in Neandertals. This muscle insertion is weakly marked in the El Sidrón humeri. Moreover, the proximal point of the supracondylar ridge is higher in Neandertals. In addition, the distal portion of the Neandertal shaft is characterized by a more distal location of the maximum inflection point of the medial supracondylar ridge and a more proximal position of the most prominent point in the lateral supracondylar ridge (already noted in the distal epiphysis section). PC2 (22.87%) showed muscle attachment length variability (e.g., deltoid, pectoral major, and teres major). The muscles are larger in chimpanzees, leading to differential spatial positioning in relation to the lateral supracondylar ridge.

The PC1-PC2 subspace fully separated Neandertals from the other groups, with the El Sidrón sample positioned in the middle of the Neandertal distribution. KNM-WT-15000 was located within *H. sapiens* variation. No clear separation between *Australopithecus* and modern humans was observed, which is in sharp contrast to findings from analyses of humeral epiphyses.

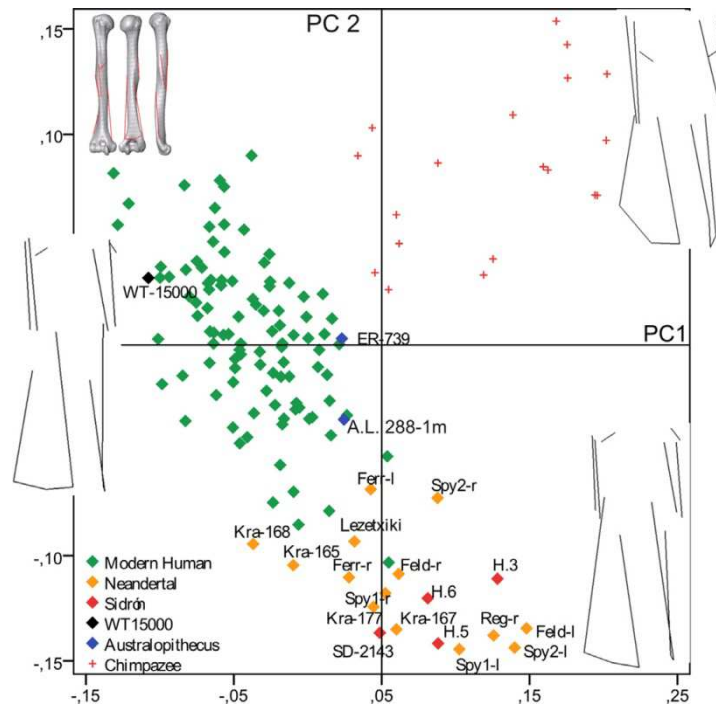


Figure 23. Scatter plot of the PCA shape space of the diaphysis, showing the first two PCs. Green rhomboids represents the modern human populations, orange rhomboids the neandertal sample, and red rhomboids the El Sidrón fossils; the black rhomboid is KNM-WT 15000, blue rhomboids are the *Australopithecus* specimens, and the red crosses are the chimpanzee samples. A picture with the wireframes superimposed is located in the top left hand corner.

V.5.4 Torsion angle

The torsion angle could be estimated only on Humerus 3 from El Sidrón, yielding a value of 150° , with 30° of retroversion based on the Rhodes and Churchill (2009) method. These values position Humerus 3 at an extreme end of the Neandertal distribution, in which the respective means range from $138.5^\circ \pm 6.3^\circ$ to $144^\circ \pm 4.5^\circ$ according to Carretero et al. (1997) and 52.2° as described by Rhodes and Churchill (2009). Thus, Humerus 3 fits better into modern human sample distributions, with mean population averages ranging from 135° to 164° (see Carretero et al., 1997; Shah et al., 2006 and citations therein). Aside from the directly recording angles, humeral torsion was also documented indirectly in some of our multivariate analyses of the complete humerus (Figure 24).

V.5.4 Complete humerus

Maximum length was only preserved in Humerus 3 (306 mm). The Neandertal mean humerus length is reported to be 310 ± 12 mm (Carretero et al., 1997), where as recent humans range from 265.5 to 330 mm (Delsaux, 1977). Given the ample margin of overlap, the Humerus 3 from El Sidrón fell within several samples/species ranges. Nevertheless, the length of Humerus 3 suggests a relatively short arm for a Neandertal male. In addition, mean centroid size comparison did not show significant differences ($p = 0.35$) between *H. sapiens* and Neandertals, while mean shape comparison indicated significant differences between these groups ($p < 0.0001$).

Principal components were calculated to include the preserved region of Humerus 3 from El Sidrón (Lm1, 7-31, 33, 39-41, 43; Fig. 24). The first PC explained 28.74% of the variability and clearly separated taxonomic groups, while at the same time incorporating the patterns of variation described in the previous sections in a more integrated way. When observed along the longitudinal axis, it was found that the Neandertal humerus shows a different spatial position of the head and distal epiphysis. The head was retroverted, facing more posteriorly. At the same time, the lateral epicondyle was more posteriorly located at the distal end, contributing to less humeral torsion.

V.6 Discussion and conclusions

V.6.1 Variability and Sexual dimorphism

Based on the 3D morphometric analyses, the El Sidrón humeri samples fell well within the neandertal cloud, occupying only a limited area of the morphospace. In addition, discrete features within the El Sidrón sample indicated low phenotypic

variation, possibly suggesting close genetic links among these individuals. This appears to be in accordance with mtDNA data (Lalueza-Fox et al., 2012) and dental development pathologies (Dean et al., 2013). Thus, there are solid grounds for considering that El Sidrón Neandertal individuals are derived from a single biological population. Also, in spite of the chrono-geographical dispersion of Neandertal samples, the level of variation observed is even lower than that found in local modern human samples. The humerus evidence reinforces the notion of low species variation among Neandertals (Castellano et al., 2014).

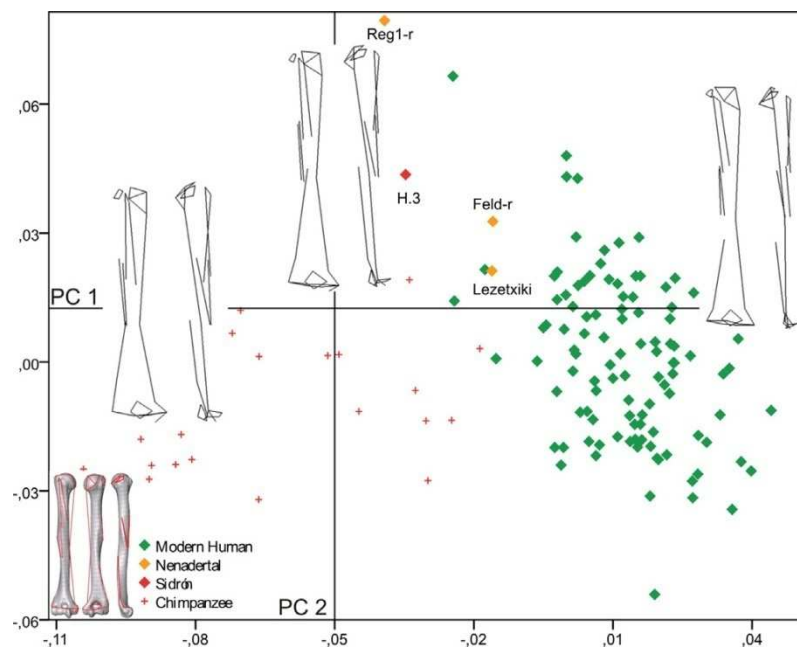


Figure 24. Scatter plot of the PCA shape space of the complete humerus, showing the first two PCs. Green rhomboids represent the modern human populations, orange rhomboids the Neandertal sample, the red rhomboid the El Sidrón Humerus 3, and red crosses the chimpanzee samples. A picture with the wireframes superimposed is located in the bottom left hand corner.

Although sex assessment of the El Sidrón humeri has been attempted, high levels of uncertainty persist. Sex-related size and shape differences have been found in modern human populations. Nevertheless, high overlap has been found between sexes, making individual sex diagnosis challenging. Similarly, PCAs of shape coordinates do not show a clear distinction between the El Sidrón humeri from estimated males and

females. This is also true for other attempts at sex estimation in Neandertal specimens. These findings may suggest that a moderate/low structural sexual dimorphism is present in Neandertal humeri, which would be similar in magnitude to that found in modern humans. This is in agreement with the conclusions of Trinkaus (1980) and Heim (1983). In contrast, a high degree of sex variation has been proposed with regard to lefteright differences in cortical thickness (Ben-Itzhak et al., 1988; Aiello and Dean, 1990), indicating greater weight and/or functional variability between the sexes in Neandertals than in *H. sapiens* (Ben-Itzhak et al., 1988). This structure-function dimorphism between the sexes could be controlled largely by genetic factors or develop epigenetically. For example, greater use of the right arm in males may result in greater development of morphological traits that are then intensified with further exercise and use. However, functional sexual dimorphism unfortunately cannot be evaluated directly in the El Sidrón sample, as we lack certainty about whether taphonomically disconnected humeral specimens (right and left) belong to the same individuals.

V.6.2 Phylogenetic implications

Taken together, humeral shape presents a conspicuous and consistent pattern of differences among hominid samples, with dispersion in the morphospace closely matching standard taxonomic categories (Figs. 20-22), with the exception of australopiths. For example, chimpanzees occupy a restricted and distinctive area within the different PC1-PC2 subspaces, which is in agreement with Arias-Martorell et al., 2012 and Holliday and Friedl (2013). In contrast, *Australopithecus* humeri display a high degree of dispersion, as also found by Senut (1980), Aiello and Dean (1990), and McHenry and Brown (2008). However, Bacon (2000) and Lague (2014) reported a contrary finding. For instance, Lague (2014) observed a low morphological dispersion

in the distal articular surface of the australopiths. In addition, all shape multivariate analyses revealed discrete and consistent differences between modern humans and Neandertals, with very limited overlap. Thus, results of this study reinforce the idea that the humerus represents a useful tool for phylogenetic reconstruction (Lague and Jungers, 1996; McHenry and Brown, 2008; Lague, 2014).

Due to its superior preservation, a more accurate picture can be extracted from analysis of the distal humerus. Modern humans present relatively small olecranon fossa and wide lateral pillars. Interestingly, our analyses revealed that the KNM WT-15000 Nariokotome Early Pleistocene African humerus distal epiphysis fell within the middle of the modern human sample (also with regard to the diaphysis), which may imply a primitive morphology for *H. sapiens*. Similar scoring in multivariate analyses of ancient species (e.g., *Au. anamensis* and early *Homo erectus/ergaster* represented by Nariokotome) indicated wide distodorsal pillars and relatively narrow olecranon fossa in the probably plesiomorphic state. In addition, according to Bermúdez de Castro et al. (2012), the 1.9 Ma Dmanisi humeri displayed a similar pattern, reinforcing this hypothesis. However, in this regard, we do not detect a common pattern for australopiths, which show a wide range of variation. For instance, ER 739 and *A. anamensis* (KP 271) occupied opposite locations in the morphospace. In contrast, relatively wide olecranon fossae and thin lateral and medial distodorsal pillars have been commonly found in Neandertals, as well as in the SH-Atapuerca sample (Arsuaga and Bermúdez de Castro, 1984; Carretero et al., 1997). When observed in multivariate analyses, Neandertals consistently occupy a different position within the distribution when compared to modern humans (see Figs. 20, 21 and 23), which indicates that this morphology might be considered as an apomorphic state.

Traditionally, the conspicuous differences detected when comparing modern human and Neandertal morphology reinforced assumptions about so called “Neandertal features.” Comparison of these two human groups with more sophisticated 3D methodologies confirms the hypothesis of a clear shape difference between them. However, enlarging the analytical focus to include more members of the genus *Homo*, the description of “Neandertal features” may be extremely misleading. Two factors impact on this. On the one hand, the current perception is that modern humans and Neandertals shared a relatively recent last common ancestor (LCA) during the mid-Middle Pleistocene (Endicott et al., 2010; contrary to the hypothesis of an earlier Lower Pleistocene LCA characterized by *H. antecessor* [Bermúdez de Castro et al., 1997]). On the other hand, “Neandertal morphology” has also been detected in the Lower Pleistocene TD6-Atapuerca remains, which corresponds to a time that predates the hypothetical LCA of Neandertals and modern humans (Bermúdez de Castro et al., 2012), as well as in other Middle and Upper Pleistocene samples that are supposedly outside the phylogenetic Neandertal lineage. Therefore, at least for some features, the use of “Neandertal features” is certainly incorrect as these traits are not exclusive to the Neandertal evolutionary line. However, in the case of the distal humerus, we found that the morphological pattern reflecting those classic “Neandertal features” is certainly stable and well defined. Consequently, a phylogenetic signal may be recognized in humerus morphology. How, then, can we interpret the geographic and chronological pattern of variation in *Homo* samples?

In the context of Bermúdez de Castro et al.'s (2012) frequency based model related to the polymorphic nature of features, described in the Introduction (in which shape features can be equivalent to “morphological alleles”), it might be speculated that

fixation of the classic “Neandertal features” in different populations could stem from the existence of local bottlenecks. Therefore, the communality of features in European Early and Middle-Late Pleistocene populations may not imply phyletic continuity. Nevertheless, the low variation detected in the large sample from Atapuerca-SH suggests that this pattern was already fixed in Middle Pleistocene populations. Neandertal samples show a similar pattern, and the low intra-sample variability in the El Sidrón humeri appears to confirm that these features were fixed at the population level. An alternative hypothesis to the frequency model states that the primitive condition found in *H. sapiens* represents an evolutionary reversal, as indirectly suggested by Trinkaus (2012) and McHenry and Brown (2008). Finally, homoplastic plasticity cannot be discarded as a possible contributing factor.

In addition to the distal epiphyseal features that were considered above, Neandertal and modern humans also present differences in other anatomical areas of the humerus. Among them, morphometric analyses revealed that Neandertals and Atapuerca-SH humeri show a massive and anteriorly projecting lesser tubercle and a closer position to the surgical neck (Vandermeersch and Trinkaus, 1995; Carretero et al., 1997). A so-called “close” deltoid tuberosity (sensu Carretero et al., 1997) with a double crest being the most frequent for the Middle Pleistocene and classic Neandertal fossils (Carretero et al., 1997). In combination with other muscular markings in the diaphysis, indeed, the same was reported by Carretero et al. (1997) for the SH-Atapuerca sample. Also, the coracobrachialis muscle attachment site is located in a lower position in Neandertals, though it might be bear in mind that variation in the entheses relief could be indicating a functional or an age-related factor (Wilczak, 1998; Alves Cardoso and Henderson, 2010; Milella et al., 2012; Villote and Knüsel, 2013; among others). The PCA, which incorporated landmark recording of these regions,

seemed to indicate a consistent pattern of feature covariation and taxonomic distribution in the morphospace (Figs. 23 and 24). Furthermore, independent of size, Neandertals and Atapuerca-SH hominins display a mediolaterally expanded humeral head (Basabe, 1966; Carretero et al., 1997), giving rise to a transversally oval shape. On the other hand, modern humans show an oval shape in the superoinferior dimension. This superoinferior oval morphology is also present in *Australopithecus*, suggesting that modern humans may represent a plesiomorphic condition, whereas the mediolaterally oval humeral head may be derived from the European *Homo* clade (Carretero et al., 1997).

V.6.3 Functional/structural implications

Previously, it was proposed that several anatomical features of the humerus might collectively vary as part of a single biological complex. For example, the shape of the deltoid tuberosity has been related to humeral torsion angle (Carretero et al., 1997) in such a way that a “close” morphology of the deltoid tuberosity (i.e. “the lateral crest of the tuberosity is parallel to the shaft axis and either does not reach the lateral border of the diaphysis, or reaches that border close to the surgical neck”; Carretero et al. (1997: 392)) corresponds to a low humeral torsion. Our results support this conclusion, even though Churchill and Smith (2000) did not find a significant correlation between humeral torsion and deltoid tuberosity width. Explaining the variation in humeral torsion angle and integrated features has been approached using distinct lines of evidence. Evans and Krahle (1945) reported that humeral torsion is the result of an interaction of two factors, primary torsion being determined by genetic or evolutionary factors without much variation in different populations. However, secondary or ontogenetic torsion is produced by muscular forces; it is this torsion that produces the

greatest differences among populations and individuals. In modern humans, humeral torsion displays large intra- and inter-population variability. This feature changes as a function of sex, age, and activity. Indeed, it is higher in females, adults, and on the non-dominant side (Rhodes and Churchill, 2009). Humerus 3 from El Sidrón has a torsion angle of 150° , which represents an elevated value for Neandertal humeral torsion. Nevertheless, it must be noted that the torsion angle was mostly measured in right humeri, and most Neandertals are righthanded (Uomini, 2011), including the El Sidrón sample (Estalrich and Rosas, 2013). Thus, one might expect that the humeral torsion on the left side would be greater than the right. For example, La Chapelle-aux-Saints has a lower humeral torsion in the right humerus (142°) than in the left (156° ; Heim, 1982). On the other hand, La Ferrassie 1 has a similar humeral torsion in both humeri (135° in right and 134° in left; Heim, 1982). Thus, although Neandertal humeral torsion shows a range of variability similar to that of modern humans, humeral torsion in Humerus 3 is within the Neandertal range.

Several studies (Pieper, 1998; Crockett et al., 2002; Rhodes, 2006, 2007; Roach et al., 2012) have analyzed the relationship among humeral torsion and activity patterns in modern human populations. All of them have observed that lower torsion is correlated with higher activity levels. This explains the variability in current populations and differences related to sex and side. However, humeral torsion differences in modern human samples are also present in early development, so it is important not to ignore genetic factors (Cowgill, 2007). From a structural viewpoint, humeral torsion is related to a greater anteroposterior depth of the upper thorax in Neandertals (Churchill, 1994, 1996; Rhodes and Churchill, 2009). In a broader comparative and anatomical framework, humeral torsion is also related to glenoid fossa orientation and the position of the scapula (Martin, 1933; Aiello and Dean, 1990; Larson, 2007a,b). In this regard, a

different position of the Neandertal scapula is likely due to their apparently narrow upper thorax morphology, which is suggested by the small size of upper Neandertal ribs in relation to the lower ones (Carretero et al., 1997; Gomez-Olivencia et al., 2009; Bastir et al., 2013a; García-Martínez et al., 2014; Bastir et al., 2015). Such rib cage morphology would indirectly affect the connections with the shoulder girdle and upper limbs.

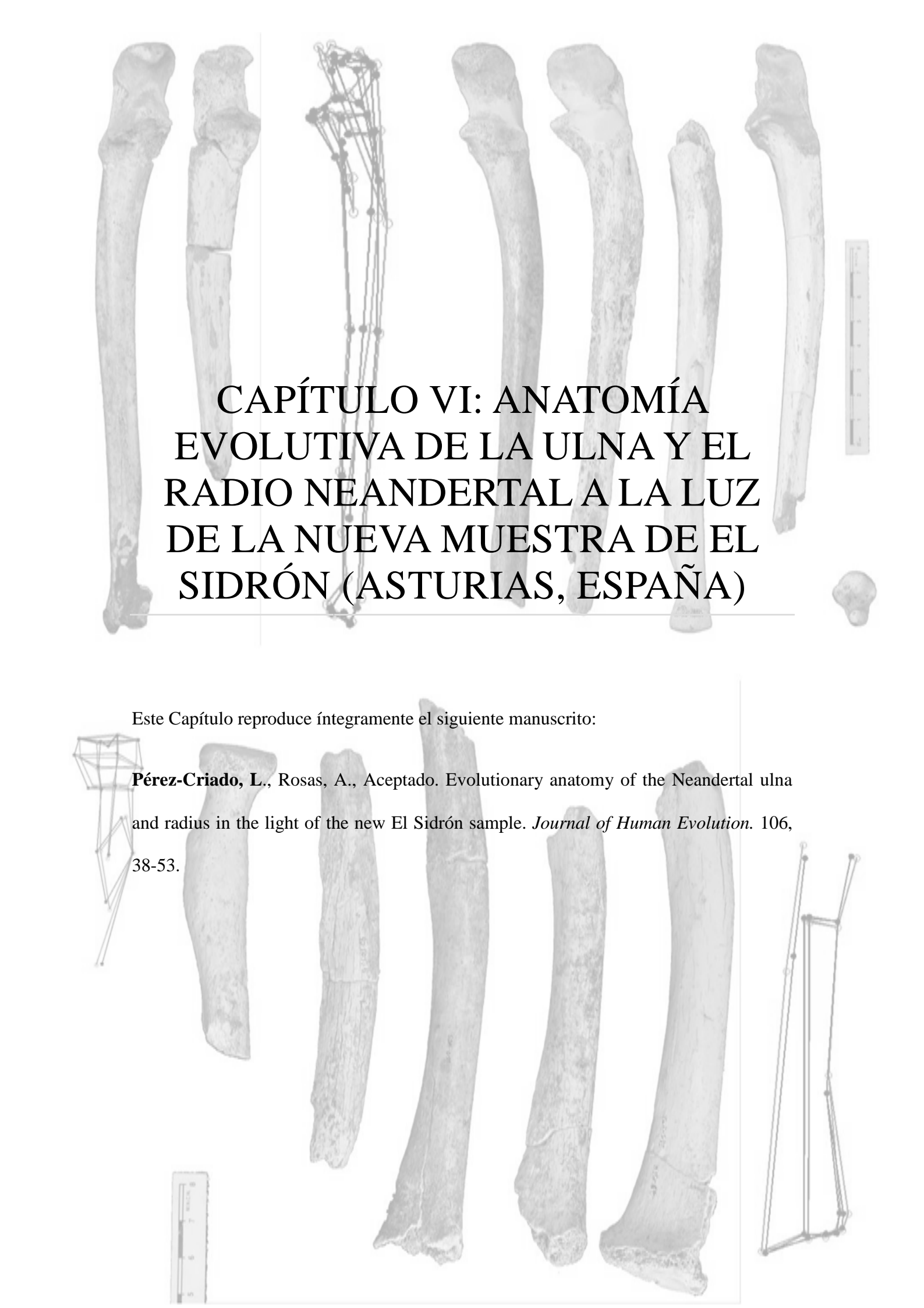
V.6.4 Humerus shape and body form

Based on our findings, one may posit that the origin of some of the so-called “Neandertal features” of the humerus might be associated with a common evolutionary phenomenon (e.g., body shape). In this respect, Neandertal thorax features have been interpreted in the context of a “primitive body plan” (Gómez- Olivencia et al., 2009), rather than a Neandertal autoapomorphy. In the case of the humerus, its morphology may be related to body shape and the way the forelimb is connected to the trunk (Churchill, 1994, 1996; Larson, 2009). As a direct consequence, the aforementioned features of the distal epiphysis have to be seen in the context of a more far-reaching anatomical complex that would affect the relative position of both head and distal humeral ends. Evidence resulting from analysis of the distal humerus may fit well with Ruff's (1991) body shape evolution model. Indeed, a postergaster and pre-antecessor population may have shifted to heavier bodies, which are shared by most of the late Early and Middle Pleistocene hominins, with *H. sapiens* shifting back to a ‘slim’ body shape. In this regard, there is discussion about whether *H. ergaster* showed a wide body (Arsuaga et al., 1999; Carretero et al., 2004). Nevertheless, even though body breadth might have increased (contra Ruff and Walker, 1993), shoulder articulation, a more dorsally located scapula (Larson, 2009), and the possible retention of an elongated

upper limbs (Holliday, 2012) have led to the idea that there were structural differences between early *H. ergaster/erectus* and later *Homo*. In that case, the “primitive body plan” described by Gómez-Olivencia et al. (2009) cannot be used as a reference. In fact, what we are inferring is that the new body shape might have emerged in a post-ergaster and pre-antecessor population, within which derived postcranial features developed. Indeed, our humerus evidence may support a model in which some of the traditionally-described “Neandertal features” (shared by post-ergaster samples) might in fact be associated with a “derived body plan” (similar to other postcranial features [e.g., large chest]). For its part, the relatively narrow bi-iliac breadth of *H. sapiens* would be considered as an autoapomorphy (Holliday, 2012). By extension, the similarity between early *H. ergaster/erectus* and *H. sapiens* distal humerus would be the result of homoplasy. In other words, the appearance of *H. sapiens* morphology would only be secondarily primitive.


Although this study cannot provide a conclusive answer with regard to this topic, geometric morphometric analyses point to a consistent pattern of covariation between different parts of the humerus (head, diaphysis, and distal epiphysis). Whatever the final cause of this intra and interspecific variation, common determinants appear to be the basis for a certain amount of this covariation. Nevertheless, further studies (e.g., using partial least squares methods) could be performed to address specific hypotheses related to this covariation. However, until confirmation can be achieved via the analysis of more fossils or through a better understanding of these functional and integration patterns, we hypothesize that most of the variable features identified between Neandertals and modern humans are associated with differences in the pectoral girdle and shoulder joint structures. From a functional viewpoint, rather than interpreting so-called “Neandertal features” of the humerus in an isolated way, we have related them to

a more fundamental anatomical complex that involves variations in the glenoid-humeral and dorso-medial orientation linked to a specifically-shaped thorax (Churchill, 1994, 1996; Carretero et al., 1997; Larson, 2007a,b, Larson, 2009). This interpretation is further framed in the more general context of quadruped and orthograde body posture, scapula position, and glenoid orientation (Aiello and Dean, 1990). If our suggestions are true, then a general change in basic body architecture took place at some point in the *Homo* lineage to give rise to Neandertals.



CAPÍTULO VI: ANATOMÍA EVOLUTIVA DE LA ULNA Y EL RADIO NEANDERTAL A LA LUZ DE LA NUEVA MUESTRA DE EL SIDRÓN (ASTURIAS, ESPAÑA)

Este Capítulo reproduce íntegramente el siguiente manuscrito:



Pérez-Criado, L., Rosas, A., Aceptado. Evolutionary anatomy of the Neandertal ulna and radius in the light of the new El Sidrón sample. *Journal of Human Evolution*. 106, 38-53.



RESUMEN

El principal objetivo de este capítulo es mejorar la comprensión de la polaridad de rasgos relacionados con la evolución del antebrazo en los homínidos, en particular de los rasgos definidos tradicionalmente como Neandertales. Para ello, se estudian 12 elementos fragmentados de adultos y adolescentes del antebrazo (incluyendo ulna y radio) de *Homo neanderthalensis* recuperados del yacimiento de El Sidrón (Asturias, España) mediante técnicas de morfometría geométrica 3D y antropometría clásica. En este trabajo se hipotetiza que el antebrazo Neandertal mantiene principalmente una anatomía primitiva, mientras que el de los humanos modernos es derivado. Esta investigación revela que la región proximal de la ulna es la más discriminante entre los neandertales y los humanos modernos, donde los Neandertales se caracterizan por un mayor tamaño del proceso olecranon (carácter derivado), un menor tamaño del proceso coronoideo (primitivo) y orientación anterior de la escotadura troclear (primitivo) en la ulna. El radio Neandertal se caracteriza por una mayor longitud de cuello (primitivo), la orientación medial del tubérculo radial (secundariamente primitivo) y una diáfisis curvada (secundariamente primitivo). Anatómicamente, se han identificado tres unidades de cambio evolutivo: 1) el olécranon y su fosa (localizada en el húmero), 2) el complejo del cuello radial - proceso coronóids, y 3) la diáfisis y el tubérculo radial. Basándonos en estos datos, la evolución del antebrazo siguió un patrón evolutivo en mosaico en el que algunas características fueron heredadas de un ancestro pre-*Homo*, otras se originaron en algunas poblaciones post-*H. ergaster* y pre-*H. antecessor*, y otros caracteres surgieron específicamente en los linajes *H. sapiens* y *H. neanderthalensis*, apareciendo, a veces, como secundariamente primitivos. Investigaciones futuras podrían considerar el origen filogenético de las apomorfias y, al mismo tiempo, tratar de dilucidar su significado funcional.

VI.1 Abstract

This paper aims to improve our understanding of the phylogenetic trait polarity related to hominin forearm evolution, in particular those traits traditionally defined as “Neandertal features.” To this aim, twelve adult and adolescent fragmented forelimb elements (including ulnae and radii) of *Homo neanderthalensis* recovered from the site of El Sidrón (Asturias, Spain) were examined comparatively using three-dimensional geometric and traditional morphometrics. Mean centroid size and shape comparisons, principal components analysis, and phylogenetic signal analysis were undertaken. Our investigations revealed that the proximal region of the ulna discriminated best between Neandertals and modern humans, with fewer taxonomically-informative features in the distal ulna and radius. Compared to modern humans, the divergent features in the Neandertal ulna are an increase in olecranon breadth (a derived trait), lower coronoid length (primitive), and anterior orientation of the trochlear notch (primitive). In the Neandertal radius, we observe a larger neck length (primitive), medial orientation of the radial tubercle (secondarily primitive), and a curved diaphysis (secondarily primitive). Anatomically, we identified three units of evolutionary change: 1) the olecranon and its fossa, 2) the coronoid–radius neck complex, and 3) the tubercle and radial diaphysis. Based on our data, forearm evolution followed a mosaic pattern in which some features were inherited from a pre-*Homo* ancestor, others originated in some post-*ergaster* and pre-*antecessor* populations, and other characters emerged in the specific *H. sapiens* and *H. neanderthalensis* lineages, sometimes appearing as secondarily primitive. Future investigations might consider the diverse phylogenetic origin of apomorphies while at the same time seeking to elucidate their functional meaning.

VI.2 Introduction

It often has been assumed that many of the postcranial features that distinguish anatomically modern humans (AMH) and Neandertals correspond to specializations in Neandertals (Aiello and Dean, 1990; Vandermeersch and Trinkaus, 1995; Weaver, 2009; De Groote, 2011), with little consideration of phylogenetic polarity. The Neandertal body has been characterized as muscularly robust, with a wide trunk and shortened distal limb segments as an adaptation to cold climates (Howell, 1952; Coon, 1962; LeGros Clark, 1964; Badoux, 1965; Trinkaus, 1981; Ruff, 1991; Holliday, 1997; Churchill, 1998; Pearson, 2000; Steegmann et al., 2002; Weaver, 2003; 2009), although further detailed analyses do not support the thermoregulatory hypothesis (Franciscus, 2003; Holton and Franciscus, 2008; Rae et al., 2011). Alternatively, high activity levels in diverse ecological environments (Sorensen and Leonard, 2001; Churchill, 2006) or simply random processes (e.g., genetic drift; Weaver et al., 2007) have been proposed as reasons for Neandertal phenotypic idiosyncrasy (Rosas et al., 2006).

The scarcity of postcranial remains predating classic early Upper Pleistocene human fossils has hindered tracing of the precedents of the so-called “Neandertal features,” making it difficult to establish a proper sequence of phylogenetic polarity. A critical evaluation of some of these features proposes that many of them are, in fact, primitive characters inherited from ancestors (yet to be determined), rather than Neandertal specializations (Trinkaus, 1981, 1983; Carretero et al., 1999; Trinkaus, 2006; De Groote, 2011; Rosas et al., 2015). Such interpretations have been supported through study of more complete samples, especially from the Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain), which has allowed the development of a clearer model for the evolution of the Neandertal lineage (Bermúdez de Castro, 1986; Arsuaga et al., 1991, 2015; Rosas et al., 1991, 2001; Carretero et al., 1999; Martinon-Torres et al.,

2012). These studies reinforce the need to re-examine Neandertal postcranial traits and their functional significance because some of them may have originated in relatively warm environments rather than the cold conditions popularly associated with Neandertals.

What is becoming clear is that the wide body of Neandertals (Ruff, 1994; Carretero et al., 2004), together with their proportionally wide epiphyses (Pearson, 2000; De Groote, 2011) and thick cortical areas of the long bones (Arsuaga et al., 2015), all represent aspects of a plesiomorphic body form (Gómez-Olivencia et al., 2009; Arsuaga et al., 2015). When examining the Neandertal skeleton, it is still not clear which of the characteristic are real autapomorphic traits, nor how they developed on the basis of this primitive architecture. Investigation of the phylogenetic origins of Neandertal postcranial morphology has become a topic of intense interest (e.g. Arsuaga et al., 2015; Rosas et al., 2015, 2016), especially because a recent detailed analysis of *Homo antecessor* specimens revealed the presence of some “Neandertal features” in late Lower Pleistocene samples (Martínón-Torres et al., 2007; Bermúdez de Castro et al., 2012, 2015; Gómez-Robles et al., 2015).

Forearm bones are ideal for exploring questions related to trait polarity and evolution in Neandertals. First, clear morphological differences between the ulna and the radius of Neandertals and AMH have been revealed (Trinkaus and Churchill, 1988; Vandermeersch and Trinkaus, 1995; Pearson and Green, 1997; De Groote, 2011), showing a greater number of primitives features in Neandertals (Churchill et al., 1996; Arsuaga et al., 2015; Rodríguez et al., 2016). Second, and very important, the proposed thermoregulatory adaptation to cold climates directly could affect the anatomy of the forearm, basically through a shortening of its length in comparison to those of Archaic

Modern Humans (Qazfeh and Skhull) and Upper Paleolithic hominins (Trinkaus, 1981; Holliday and Trinkaus, 1991; Holliday, 1997, 1999). Thus, the forearm contains a number of characteristics that make it a good anatomical system to explore the phylogenetic origin of “Neandertal features,” whether they are primitive retentions, properly derived features, or evolutionary reversions.

VI.2.1 Comparative anatomy of the Neandertal ulna and radius

When compared to AMH, the Neandertal ulna is characterized by a greater anteroposterior shaft curvature and a larger proximal epiphysis with a more anterior trochlear notch orientation (Vandermeersch and Trinkaus, 1995; Churchill et al., 1996; Yokley and Churchill, 2006; De Groote, 2011). Moreover, it has a lower anteroposterior diameter of the coronoid process, a more distal brachialis muscle position (Churchill et al., 1996; Yokley and Churchill, 2006), and a well-defined crest for attachment of the pronator quadratus muscle, while the interosseous crest is poorly developed. Finally, the shaft is relatively gracile in comparison to epiphyseal size, being more rounded at midshaft because of the small interosseous crest (Aiello and Dean, 1990).

From a phylogenetic perspective, anterior orientation of the trochlear notch and a relatively large olecranon process are considered primitive characters (Churchill et al., 1996). These features are present in all Sima de los Huesos ulnae (Arsuaga et al., 2015), in the African fossil KNM-BK 66 (*Homo ergaster*, Middle Pleistocene, Kenya; Solan and Day, 1992) and, interestingly, in the Klasies River Mouth fossil (African Upper Pleistocene, South Africa; Churchill et al., 1996). Furthermore, trochlear notch orientation and olecranon size are also configured similarly in *Australopithecus sediba* (Churchill et al., 2013), *Australopithecus afarensis* (Drapeau et al., 2005), and *Ardipithecus ramidus* (White et al., 2009). However, the ulnae of Skhul and Qafzeh

(early AMH, Israel) show a derived anatomy, as is also found in 90% of AMH (Churchill et al., 1996; Groves, 1998).

Features that define Neandertal radial morphology include pronounced mediolateral shaft curvature (Vandermeersch and Trinkaus, 1995; Carretero et al., 1999; De Groote, 2011; Arsuaga et al., 2015; Rodríguez et al., 2016), together with a medial orientation of the radial tubercle (Trinkaus and Churchill, 1988; Vandermeersch and Trinkaus, 1995; De Groote, 2011; Arsuaga et al., 2015; Rodríguez et al., 2016). A more marked crest of the supinator muscle entheses, anteroposterior expansion of the radial head, greater neck length, and a more projected styloid process also characterize the Neandertal radius (De Groote, 2011). However, the differences between AMH and Neandertals are appreciated best in whole radial morphology rather than in a feature by feature comparison, when clear overlaps between the two species are found (De Groote, 2011). Large mediolateral shaft curvature (Vandermeersch and Trinkaus, 1995; Carretero et al., 1999; De Groote, 2011) has been observed in most of the radii found in the pre-Neandertal population of the Sima de los Huesos (Arsuaga et al., 2015; Rodríguez et al., 2016), but not in specimens of *H. antecessor* (final Lower Pleistocene, Sierra de Atapuerca, Spain; Carretero et al., 1999) or in AMH populations. Defining the polarity of mediolateral radial shaft curvature is complicated because it is quite variable in the different species of *Australopithecus*: straight in *Au. afarensis* but curved in *Au. sediba* (Churchill et al., 2013), *Australopithecus anamensis* (Ward et al., 2001), and *Ar. ramidus* (White et al., 2009).

A long radial neck is found in Neandertals, *Australopithecus* (except the *Au. sediba* specimen MH2; Churchill et al., 2013), *Paranthropus* (Dominguez-Rodrigo et al., 2009), *H. antecessor*, and most of the Sima de los Huesos specimens (Carretero et

al., 1999; Arsuaga et al., 2015; Rodríguez et al., 2016). Thus, a long radial neck could be considered a primitive hominin condition, while a shorter radial neck is a derived state found in AMH. Finally, the medial orientation of the radial tubercle typical of Neandertals (Trinkaus and Churchill, 1988; Vandermeersch and Trinkaus, 1995; De Groote, 2011) has been observed in the *Au. afarensis* (AL 288-1), *Paranthropus* (OH 80-11), early *Homo* (OH 62 and KNM-ER 1500), and 20% of the Sima de los Huesos radii (Rodríguez et al., 2016). In contrast, *H. antecessor*, the remaining 80% of the Sima de los Huesos radii, and the Cave of Hearts and Klasies River Mouth radii have an anteromedial orientation of the radial tubercle, as in AMH (Tobias, 1971; Pearson and Grine, 1997; Carretero et al., 1999; Rodríguez et al., 2016). The apparent reappearance of a medially oriented radial tubercle in Neandertals, mostly absent in their hypothetical direct ancestors, suggests a reversion to the primitive condition (Carretero et al., 1999; Rodríguez et al., 2016), similar to what was proposed for olecranon fossa breadth in the AMH humerus (Rosas et al., 2015) or the reorientation of the acromial clavicle in Neandertals (Rosas et al., 2016).

Here, we explore the Neandertal phenotype further, discerning between the retained primitive components and the traits that have emerged in the stepwise process of Neandertal specialization in the Pleistocene. We present and analyse the Neandertal sample of ulnae and radii from El Sidrón (Rosas et al., 2013) in a broad phylogenetic context, using traditional and geometric morphometric techniques. We have four specific aims. First, we test whether the new ulna and radius fossils from the El Sidrón (Asturias, Spain) site display the set of features previously established as being specific to Neandertals. Second, we assess intra-group morphological variability to evaluate the degree of fixation of those features within Neandertal populations. We expect low variation in the El Sidrón sample because these individuals derived from a biological

unit with close familial ties (Rosas et al., 2006; Lalueza-Fox et al., 2012; Dean et al., 2013; Rios et al., 2015). Third, we test the null hypothesis that the Neandertal forearm maintains a mostly primitive anatomy, in contrast to the largely derived anatomy of modern human populations. A further implication is that the ulna retains a mostly primitive anatomy in every hominin species other than anatomically modern humans. Consequently, it is to be expected that the three-dimensional (3D) configuration of the Neandertal ulnae groups closely with other hominin remains in morphospace. Finally, we explore whether the radius, which has a more scarce fossil record, also groups alongside other hominins.

VI.3 Materials and methods

Fragments of six right and seven left ulnae (Table 7) and five right and six left radii (Table 8) from El Sidrón are described here. Twelve adult and adolescent forelimb specimens from the site of El Sidrón (Asturias, Spain) are quantitatively assessed for the first time (the seventh left ulna fragment is from an infant). The comparative sample is composed of 90 AMH ulnae (48 males and 42 females) and 91 radii (48 males and 43 females) from a 20th century known age and sex collection from Palencia (Spain; for further details, see Rosas et al., 2016). The Neandertal comparative sample is composed of high-quality replicas of the Feldhofer right ulna and radius, and the left ulna and radius of La Ferrassie 1, as well as virtual reconstructions of the Spy 6 left radius, Spy 7A and B (left and right ulnae, respectively), and right and left ulnae and radii of La Chapelle aux Saints. High-quality replicas of others hominins were also included in the comparative sample: ATD6-43 and ATD6-21 (left radii; *H. antecessor*), STW 431 (right ulna and radius; *A. africanus*), Omo L40-19 (right ulna; *Paranthropus aethiopicus* or *Parathropus boisei*), OH 36 (right ulna; *P. boisei*), KNM-BK 66 (right ulna; *H.*

ergaster), A.L.288-1 (right and left radius and ulnae; *Au. afarensis*), and KNM-ER 20419 (left radius; *Au. anamensis*). The modern human sample was drawn from the collections of the Paleoanthropology Group of the Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN-CSIC; Spain) and the Anatomical Museum of the Valladolid University (Spain). The original fossils and the high-quality replicas are housed in the MNCN-CSIC, the CT scan virtual reconstructions of Spy were accessed via the NESPOS database, and the CT scan virtual reconstructions of La Chapelle aux Saints were provided by the Musée de l'Homme (France).

Table 7. El Sidrón fossil ulnar collection: inventory number, side, and ontogenetic period of each fragment.

| Catalog number of the specimens | Ulna number | Side | Age and individual attribution | Preserved region |
|--|-------------|-------|--------------------------------|--|
| SDR-054+SDR-055+SDR-056 | Ulna 1 | Right | Young adult | The most complete ulna, part of distal epiphysis is absent |
| SDR-057+SDR-058 | Ulna 2 | Left | Adult | Proximal epiphysis and incomplete diaphysis |
| SDR-059+SDR-060+SDR-061+SDR-148+SD-1051c | Ulna 3 | Left | Adult | Proximal epiphysis and incomplete diaphysis |
| SDR-052+SDR-053 | Ulna 4 | Left | Adult | Diaphysis and distal epiphysis |
| SD-1250+SD-1223+SD-280b | Ulna 5 | Right | Adult | Fragment of proximal epiphysis and incomplete diaphysis |
| SD-1343a | Ulna 6 | Left | Adolescent 2 | Proximal epiphysis and incomplete diaphysis |
| SD-1304 | Ulna 7 | Right | Adolescent 1 | Proximal epiphysis |
| SDR-062 | Ulna 8 | Right | Adult | Proximal fragment |
| SD-1714 | Ulna 9 | Left | Juvenile 1 | Complete |
| SD-2164+SD-2176 | Ulna 10 | Right | Juvenile 1 | Diaphysis and distal region |
| SD-763a | Ulna 11 | Right | Juvenile 2 | Distal diaphysis fragment |
| SD-1607+SD-1646 | Ulna 12 | Left | Juvenile 2 | Distal and diaphysis fragment |
| SD-1307c+SD-1335b | Ulna 13 | Left | Infant | Distal fragment |
| SD-244 | | Right | Adult | Trochlear notch fragment |
| SD-46 | | Left | Young adult | Distal epiphysis |
| SDR-154+SD-713+SD-536c | | Right | | Diaphysis fragment |
| SD-1246+SD-1351i | | Left | | Diaphysis fragment |
| SD-334d | | Right | | Diaphysis fragment |
| SD-1224 | | | | Diaphysis fragment |
| SDR-221 | | | | Diaphysis fragment |
| SDR-235 | | | | Diaphysis fragment |
| SD-1347 | | | | Diaphysis fragment |
| SD-1509 | | | | Diaphysis fragment |
| SD-1030f | | | | Diaphysis fragment |
| SD-334c | | | | Diaphysis fragment |
| SD-409 | | | | Diaphysis fragment |
| SD-1144 | | | | Diaphysis fragment |

Table 8. El Sidrón fossil radial collection: inventory number, side, and ontogenetic period of each fragment.

| Catalog number of the specimens | Radius number | Side | Age and individual attribution | Preserved region |
|---------------------------------|---------------|-------|--------------------------------|--|
| SDR-051 | Radius 1 | Left | | Complete diaphysis |
| SDR-044+ SDR-045 | Radius 2 | Left | Adult | Distal half, almost complete distal epiphysis |
| SDR-049+ SDR-050 | Radius 3 | Left | | Distal half of the diaphysis |
| SDR-152 | Radius 4 | Right | | Complete diaphysis |
| SDR-150 | Radius 5 | Right | | Almost complete diaphysis |
| SD-1051b+SDR-153 | Radius 6 | Left | | Almost complete diaphysis |
| SD-2004 | Radius 7 | Right | | Distal region of the diaphysis |
| SD-1715+SD-1845 | Radius 8 | Left | Juvenile 1 | Complete |
| SD-1617 | Radius 9 | Right | Juvenile 1 | Distal fragment |
| SD-2167 | Radius 9 | Right | Juvenile 1 | Distal epiphysis |
| SD-1781 | Radius 10 | Right | Juvenile 2 | Distal fragment |
| SDR-043 | | Left | Adult | Proximal third: radial head, neck and tuberosity |
| SD-507 | | Left | Adult | Radial head |
| SD-1880 | | Left | Young adult | Distal epiphysis |
| SD-254 | | Left | Juvenile 2 | Distal epiphysis fragment |
| SD-341a | | | Immature indeterminate | Proximal epiphysis |
| SD-546 | | | Immature indeterminate | Proximal fragment of the diaphysis |
| SD-938 | | | Juvenile 2 | Proximal epiphysis |
| SDR-202i | | Left | | Diaphysis fragment |
| SD-1096 | | | | Diaphysis fragment |

VI.3.1 Morphometric analyses

Some traditional measurements were collected to enable direct comparison with data from previous studies. For the ulna, these were olecranon and coronoid anteroposterior diameter, trochlear notch orientation (by Churchill, 1994), and maximum length, alongside mediolateral neck diameter and the head–neck index ([neck circumference/head circumference] $\times 100$) for the radius. Further comparative data for the ulna were taken from Solan and Day (1992), Aiello et al. (1999), and Arsuaga et al. (2015), and from Carretero et al. (1999) and Rodríguez et al. (2016) for the radius.

Three-dimensional geometric morphometric (3DGM) techniques based on landmark configurations were employed in most of the analyses (Bookstein, 1991; O'Higgins, 2000; Slice, 2007; Mitteroecker and Gunz, 2009). For the ulna, 43

homologous landmarks (lm; common and recognizable points in all specimens studied) were defined (Table 2, Fig. 8A–C), plus 41 for the radius (Table 3, Fig. 8D and E). Landmark data were collected with a MicroScribe 3D digitizer on the original El Sidrón specimens and the replicas, with Amira 5.4.1 software (Stalling et al., 2005) used for virtual specimens. Intra-observer error between these two digitization methods was assessed by measuring the same ulna and the same radius five times using the MicroScribe and five additional times with Amira. These were compared, and also considered alongside other ulnae and radii, via Procrustes distances. In both cases, the largest Procrustes distance between repeated measures (ulna: 0.027, radius: 0.031) was less than the smallest Procrustes distance between individuals (ulna: 0.038, radius: 0.049). Thus, intra-observer error was deemed to be acceptable.

Because of the fragmentary state of the fossils, analyses were performed in units of the best-preserved anatomical regions in the El Sidrón sample. The ulna was analyzed in three units: the proximal region (lm: 1–12, 15–19), the proximal third of the bone (lm: 1–3, 5–8, 16–17, 20, 22, 25–31), and the complete bone (lm: 1–34, 39–43). As for the radius, the proximal region (lm: 1–18, 23), distal half of the bone (lm: 19–22, 24–34), and the diaphysis were studied (lm: 18–22, 24–26, 38). Furthermore, to maximize the number of specimens included in this study, some landmarks were estimated through the spline method (Gunz et al., 2009), the Table 9 specifies the specimens that have been estimated and the analysis in which they have been included.

Prior to analysis of the 3DGM data, partial Procrustes superimposition was conducted, which reflects, rotates, scales and translates the landmark coordinates, and enables the study of size and shape independently (Bookstein, 1991; Zelditch et al., 2004; Mitteroecker and Gunz, 2009). Mean shape comparisons between modern human and Neandertals were carried out based on Procrustes distances using the MorphoJ

software package (Klingenberg, 2011). Comparison of mean centroid size (CS; the estimated size measure in GM studies [O'Higgins, 2000; Zelditch et al., 2004; Mitteroecker and Gunz, 2009]) were undertaken using Student's *t*-tests with SPSS v.20 software (IBM Corp., 2011), after verification of the normality of the sample. Sample variability within and between different groups was explored using a series of Procrustes distances through shape space Principal Component Analysis (PCA) in MorphoJ (Klingenberg, 2011). To improve visualization of patterns of variation, the extremes of the principal components (PC) are shown by wireframes generated in Morphologika2 v2.5 (O'Higgins and Jones, 2006).

Table 9. List of specimens where landmarks (lm) are estimated, estimated lm, and analysis where each fossilis included.

| Specimen | Lm | Analysis |
|-----------------|-----------|----------------------|
| SD-1343a | 17 | Ulnar proximal end |
| SD-1343a | 17 | Ulnar proximal third |
| Ferrassie 1 (I) | 38 | Radial diaphysis |
| SDR-152 | 38 | Radial diaphysis |
| SDR-150 | 18 | Radial diaphysis |
| SDR-049 | 18 | Radial diaphysis |
| ATD6-21 | 38 | Radial diaphysis |

To detect possible phylogenetic signals in our morphometric data, we used the multivariate 'map onto phylogeny' procedure of Klingenberg and Gidaszewski (2010) and visualised phylogenetic patterns in shape space using a PCA scatterplot. This simulates a null hypothesis of complete absence of phylogenetic structure among taxa, and analysis was conducted on the anatomical regions that were represented best in the fossil record, the proximal region and proximal third of the ulna, and the proximal region and shaft of the radius. In more detail, to determine the degree of phylogenetic signal, we used a permutation test ($n=10,000$) in MorphoJ, in which mean shape configurations of the different taxa were randomly distributed between the tips of the previously established phylogeny. We used the partial clusters of a consensus hominin

phylogenetic tree in the form (*Australopithecus*, (*Paranthropus*, (*H. erectus*, (*H. antecessor*, (*H. neanderthalensis*, *H. sapiens*))))). For each permutation, tree length (the sum of the squared of the Procrustes distances between an ancestral shape and its descendant shape for all branches) was computed; if the length of the resulting tree was lower than or equal to the tree length with the original data, the null hypothesis of absence of phylogeny was rejected. The presence of phylogenetic signal for morphometric data indicates that the closest taxa have a more similar morphology than the more distant taxa, while the absence of phylogenetic signal indicates that other factors, such as homoplasies and functional or environmental factors, influenced forearm morphology. The phylogenetic tree was superimposed onto the shape space obtained in the PCA, with internal ancestral nodes positioned according to the optimization squared-change parsimony (Maddison, 1991). We thus obtained a phylomorphospace that allowed exploration of the changes in forearm anatomy and discussion of the polarity of the features studied (Klingenberg and Gidaszewski, 2010; Brusatte et al., 2012; Amécija et al., 2013; Klingenberg and Marugán-Lobón, 2013; Outomuro et al., 2013).

VI.4 Description of the El Sidrón ulnae

Ulna 1 (SDR-054+SDR-055+SDR-056; Figs. 25 and 26). This is an almost complete right ulna of a young adult that lacks only the lateral region of the ulnar head. The fusion of the distal epiphysis is not complete. Muscle entheses and the interosseous crest are not very marked.

Ulna 2 (SDR-057+SDR-058; Figs. 25 and 26). This is a gracile left adult ulna. The trochlear notch is incomplete, and the distal portion of the diaphysis is absent. This

ulna shows a large brachialis muscle entheses, and its interosseous crest is the most marked in the sample.

Ulna 3 (SDR-059+SDR-060+SDR-061+SDR-148+SD-1051c; Figs. 25 and 26).

This is a left adult ulna that preserves the proximal region and the diaphysis up to the proximal half of the pronator quadratus origin. It lacks the radial notch and the distal part of the trochlear notch and shows the greatest anteroposterior shaft curvature of the El Sidrón sample. The posterior crest is well-developed and curved, but the interosseous crest is not very marked.

Ulna 4 (SDR-052+SDR-053; Fig. 26). This is a left adult diaphysis, lacking the styloid process and a portion of the diaphysis in the anterior surface. It is triangular in section and has a large attachment for the pronator quadratus muscle. The interosseous crest is well developed, and the brachialis entheses is slightly marked.

Ulna 5 (SD-1250+SD-1223+SD-280b; Fig.25). This is a right adult ulna and the most robust specimen in the El Sidrón sample. It preserves the proximal two thirds of the diaphysis and part of the proximal region, but the radial notch and olecranon process are missing. Its brachialis entheses is well developed, but the interosseous crest is only slightly marked.

Ulna 6 (SD-1343a; Figs. 25 and 26). This is a left adolescent ulna with the olecranon process still unfused, preserving the proximal region and the proximal two thirds of the diaphysis up to the proximal region of the pronator quadratus attachment. Its muscle entheses is marked, and the shaft is curved.

Ulna 7 (SD-1304; Fig. 25). This is a well-preserved proximal region of a right adolescent ulna in an early stage of olecranon fusion, indicating a relatively young developmental state.

Ulna 8 (SDR-062; Fig. 25). This is a small, right, adult proximal region that preserves the medial part of the trochlear notch and the proximal epiphysis, with a slightly marked brachialis entheses (at its proximal region).

VI.5 Comparative analyses of the ulnae

VI.5.1 Complete ulna

Maximum length was preserved only in Ulna 1 (262 mm) from El Sidrón. Mean ulna length in Neandertals is reported to be 252.7 ± 18.6 mm (pooled sexes; Heim, 1982), whereas the recent human range is variable depending on the population, i.e., the Terry collection mean is 268.9 ± 20.4 and the Romano-British mean is 251.9 ± 18.4 mm (Aiello et al., 1999). Ulna 1 from the El Sidrón site fell within the considerable margin of overlap in the ranges of Neandertals and modern human populations.

Geometric morphometric analyses of the complete ulna were performed using the landmarks (lm: 1–34, 39–43) preserved in the most complete El Sidrón specimen (Ulna 1). Mean size was not significantly different in *H. sapiens* and Neandertals ($p = 0.092$), whereas mean shape was significantly different in these two groups ($p = 0.007$). Mean Neandertal ulna shape was characterized (Fig. 27) by a less pronounced but longer interosseous crest in the diaphysis, a more distal position of the attachment for the flexor carpi ulnaris and anconeus muscles, a larger entheses of the brachialis muscle, a more anteriorly located distal region of the pronator quadratus muscle attachment, a greater projection of the styloid process, and an anterior orientation of the trochlear

notch. In PCA (plot not shown), the Neandertal ulnae grouped at one extreme of principal component (PC)2 (9.41%), overlapping with the edge of the AMH distribution.



Figure 25. Anterior view of the right and left ulnae from El Sidrón site (Asturias, Spain). Scale in cm.



Figure 26. Posterior view of the ulnae from El Sidrón site (Asturias, Spain). Scale in cm.

VI.5.2 Proximal third of the ulna.

Mean shape comparison of the proximal third of the ulna showed significant differences ($p < 0.01$) between modern humans and Neandertals but this was not also the case for size comparison ($p = 0.08$). The PCA scatterplot (Fig. 28) shows that PC1 (30.87%) organizes the samples without any discernible gap along a gradient of bone robusticity and length of the brachialis muscle attachment. El Sidrón specimens locate well within the Neandertal sample, while El Sidrón Ulna 5 has a more extreme position, in agreement with its elevated robusticity. Principal component 2 (15.47%) separates the AMH sample from most hominin fossils, although there is some degree of overlap. A more distal position of the flexor carpi ulnaris and anconeus muscle attachments, as well as a lesser width in the central part of the trochlear notch, characterized the AMH shape.

According to the phylogenetic signal analysis, the complete morphometric dataset of the ulna proximal third does not have a phylogenetic structure ($p = 0.49$). However, information about phylogenetic polarity can be appreciated along the axis of PC2 (Fig. 28) as a function of the mean shape location of each group. On the one hand, in the lowest values of PC2, AMH are grouped together with *Australopithecus* and *Paranthropus*, for which a primitive character stage can be assumed. In that case, AMH morphology is seemingly primitive. On the other hand, in the upper values of PC2, Neandertals and *H. ergaster* are grouped and isolated in the morphospace, which could indicate a derived state for the proximal third of the ulna.



Figure 27. Mean shape comparisons between *H. sapiens* (black line) and Neandertals (red line) for the complete ulna in (A) anterior and (B) lateral views.

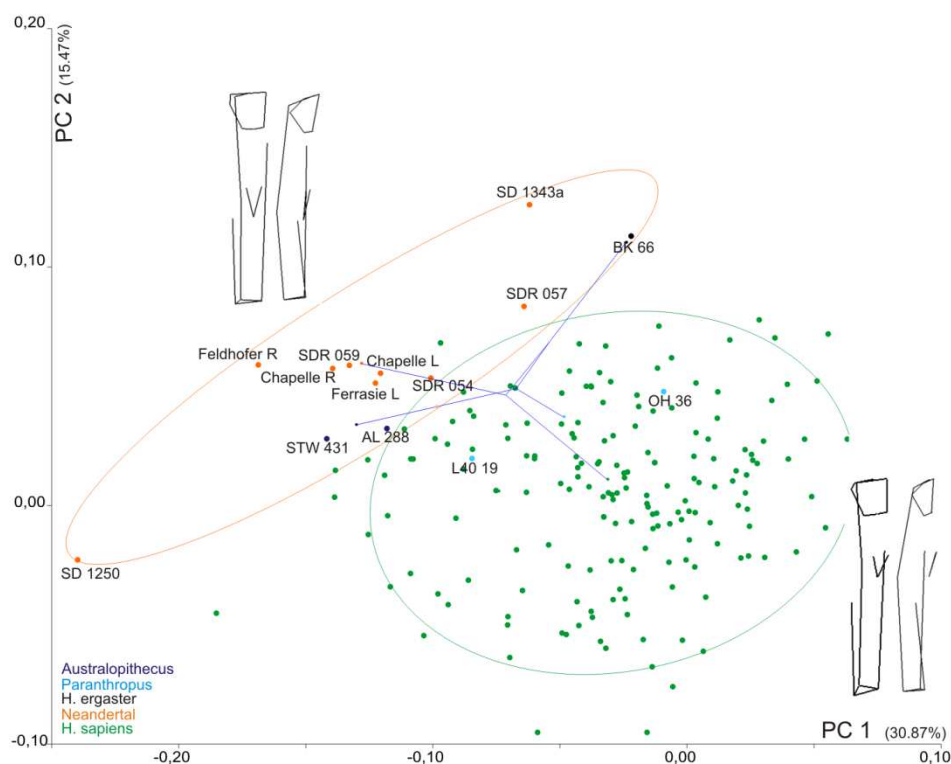


Figure 28. PC1–PC2 scatterplot of the ulnar proximal third. Confidence ellipses are added to *H. sapiens* and Neandertal samples, with the phylogenetic tree (in blue) projected onto this scatterplot. Wireframes illustrate the *H. sapiens* and Neandertal morphologies in anterior and lateral views.

VI.5.3 Proximal region of the ulna.

There was very little discrimination between modern humans and Neandertals when traditional morphometric measurements were considered. Neandertals showed a larger anteroposterior diameter of the olecranon process (Fig. 29A) and a shorter anteroposterior diameter of the coronoid process, particularly in the El Sidrón sample (Fig. 29B). For these two variables, El Sidrón specimens overlapped with the Neandertal distribution but showed a large range of variation. Finally, trochlear notch orientation was the variable with the greatest difference between AMH and Neandertals (Fig. 29C).

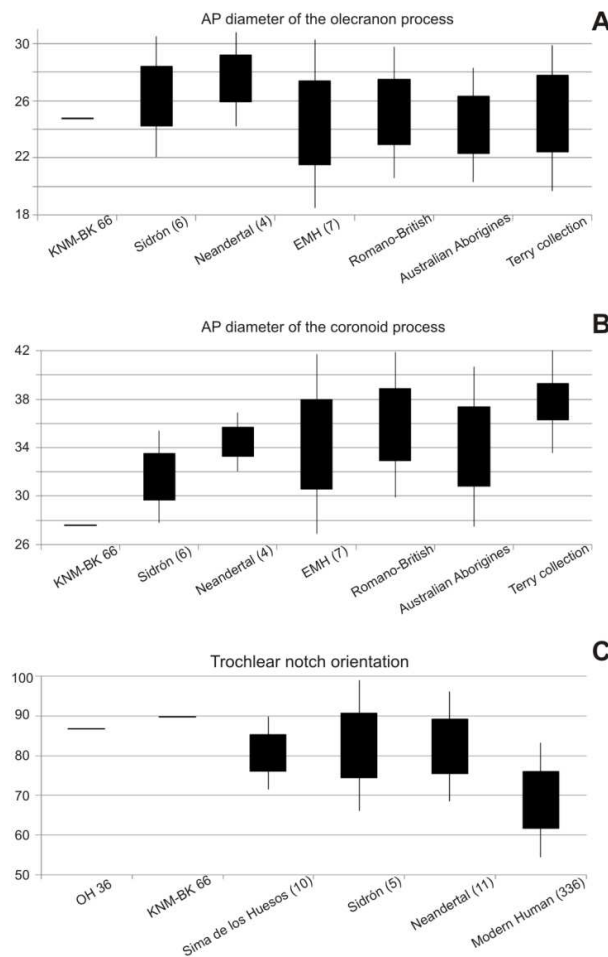


Figure 29. Box and whisker plots for three traditional morphometric measures. A) Anteroposterior diameter of the olecranon process, B) anteroposterior diameter of the coronoid process, and C) trochlear notch orientation: (anteroposterior diameter of the olecranon process/anteroposterior diameter of the coronoid process)*100. Comparative data are taken from Solan and Day (1992), Aiello et al. (1999), and Arsuaga et al. (2015). Sample sizes in brackets. EMH = early modern human. Box represents mean \pm 1 standard deviation (sd) and whisker mean \pm 2 sd.

The 3DGM analyses showed a clear distinction between Neandertals and the AMH sample. Mean size and shape comparisons of the ulna proximal region revealed significant differences in both cases ($p < 0.0001$). Furthermore, PC1 (11.44%; Fig. 30) neatly separates AMH from the hominin fossil samples, with trochlear notch orientation being heavily implicated in the variation. Of note, trochlear notch orientation covaried with a relatively larger width of the proximal articular surface, a relatively larger anteroposterior diameter of the olecranon process, and a relatively lower anteroposterior diameter of the coronoid process. Interestingly, the ulna proximal region showed a significant phylogenetic signal ($p < 0.0001$), indicating phylogenetic structure in the morphometric data. An anteroproximal trochlear notch orientation characterized AMH and can be considered a derived condition, while an anterior orientation is the primitive condition. The inclusion of the distal portion of the trochlear notch in the analyses facilitates the distinction between AMH and the rest of the hominin sample. A greater anterior projection of the coronoid process in AMH determines the anteroproximal reorientation of the trochlear notch, and such coronoid process morphology may be autapomorphic in AMH.

VI.6 Description of the El Sidrón radii

Radius 1 (SDR-051; Fig. 31). This is a gracile specimen with marked muscle entheses. The interosseous crest is complete and well developed. It has a well-defined mediolateral curvature, and it has the most rounded shaft.

Radius 2 (SDR-044+SDR-045; Fig. 31). This is a left adult radius lacking the proximal third, the lateral distal epiphysis, and the distal tubercle. It is the most robust radius of the sample, and its mediolateral shaft curvature is the greatest of the El Sidrón

sample. Its pronator teres attachment is well developed, but its interosseous crest is only slightly marked.

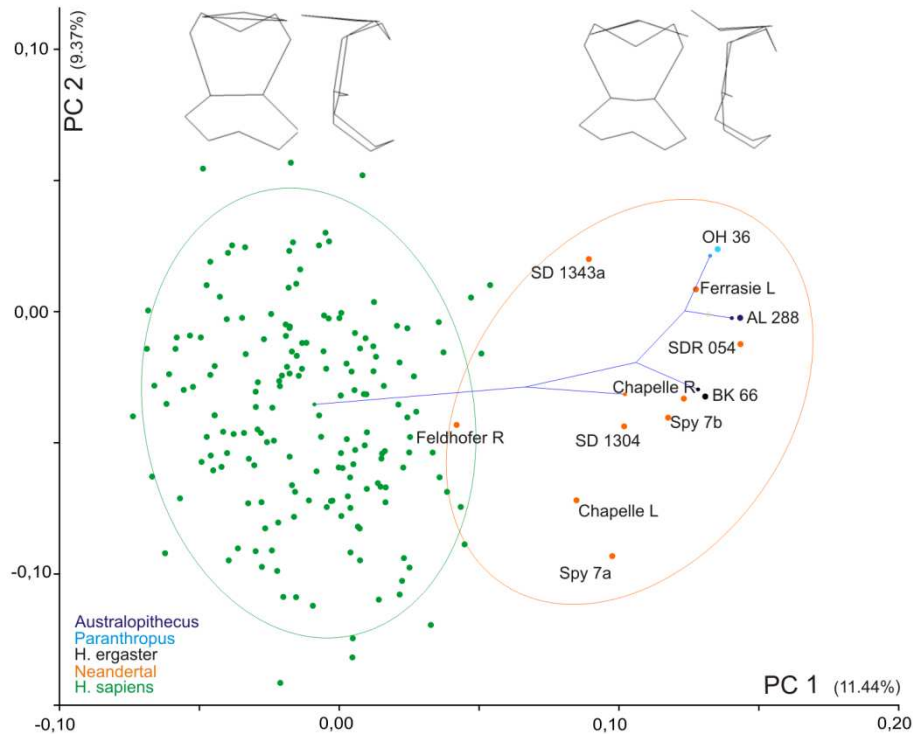


Figure 30. PC1–PC2 scatter plot of the ulnar proximal region. Confidence ellipses are added to *H. sapiens* and Neandertal samples, with the phylogenetic tree (in blue) projected onto this scatterplot. Wireframes illustrate the *H. sapiens* and Neandertal morphologies in anterior and lateral views.

Radius 3 (SDR-049+SDR-050; Fig. 31). This is the distal half of the left diaphysis, moderately robust and curved, with the pronator teres attachment and the interosseous crests well developed.

Radius 4 (SDR-152; Fig. 31). This is a complete right diaphysis with a gracile morphology, with a weak interosseous crest but well-developed pronator teres attachment. Its shaft curvature is intermediate in the El Sidrón sample.

Radius 5 (SDR-150; Fig. 31). This is a right diaphysis with the distal region of the interosseous crest missing. This specimen is the most robust right specimen, similar

to Radius 2 with a very flat shaft, an interosseous crest slightly marked, and a noticeable pronator teres attachment.

Radius 6 (SD-1051b+SDR-153; Fig. 31). This is a complete left diaphysis, preserving the interosseous crest. It is the most anteroposteriorly flattened shaft of the El Sidrón sample and is curved, with a well-marked pronator teres attachment.

Radius 7 (SD-2004; Fig. 31). This is a distal right shaft fragment, preserving the distal end of the interosseous crest. It is the most gracile specimen of the El Sidrón sample.

SDR-043 (Fig. 31). This is a left adult proximal third. It preserves the radial head, neck, tuberosity, and proximal beginning of the interosseous crest. The radial head has an oval shape, with a lower mediolateral diameter. The radial tuberosity is well developed and in a medial orientation.



Figure 31. Anterior view of the radii from El Sidrón site (Asturias, Spain). Scale in cm.

VI.7 Comparative analyses of the radius

VI.7.1 Proximal region.

Traditional morphometric measurements of the radial neck showed noticeable differences between AMH and Pleistocene hominins. Both the mediolateral diameter of the radial neck (Fig. 32A) and especially the head–neck index (Fig.32B) were lower in the fossil samples. The El Sidrón specimen fell above the Neandertal range in both cases.

Multivariate mean size and shape comparisons of the proximal radius using 3DGM showed significant differences ($p=0.01$) between Neandertals and AMH. The Neandertal radius was characterized by a more medial location of the radial tubercle, a larger length, a longer radial neck, and a more mediolaterally narrow head and neck (Fig. 33A). Variation of these features is recorded on PC3 (12.79%; Fig. 33B), and *Australopithecus* specimens are located at the opposite extreme to modern humans. Neandertals are placed in an intermediate position, while the specimen from El Sidrón falls within the distribution of Neanderthals.

Analyses of phylogenetic signal did not give a significant result ($p = 0.32$). This notwithstanding, the PC3 distribution (Fig. 33B) allows trait polarity to be established for radial tubercle orientation. A primitive state can be inferred for the *Australopithecus* specimens, characterized by a medial radial tubercle orientation. A derived morphology defined by an anteromedial orientation of the tubercle is seen in AMH. Based on the position of Neandertals in the morphospace, and considering the radial tubercle orientation observed in the mean shape comparison, a primitive morphology is inferred for this taxon.

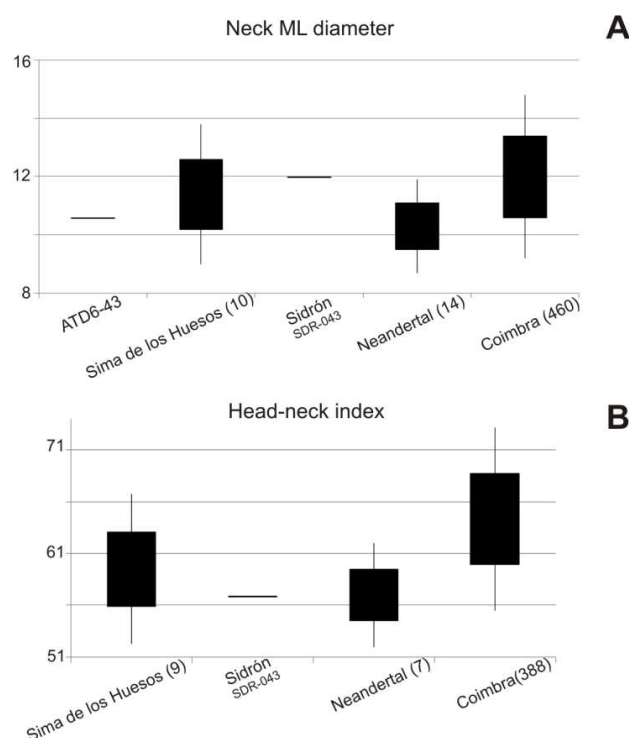


Figure 32. Box and whisker plots for two morphometric measures. A) Mediolateral diameter of the radial neck and B) head-neck index ([neck circumference/head circumference]*100) calculated for El Sidrón sample. Comparative data are taken from Carretero et al. (1999) and Rodríguez et al. (2016). Sample sizes in brackets. Box represents mean \pm 1 standard deviation (sd) and whisker mean \pm 2 sd.

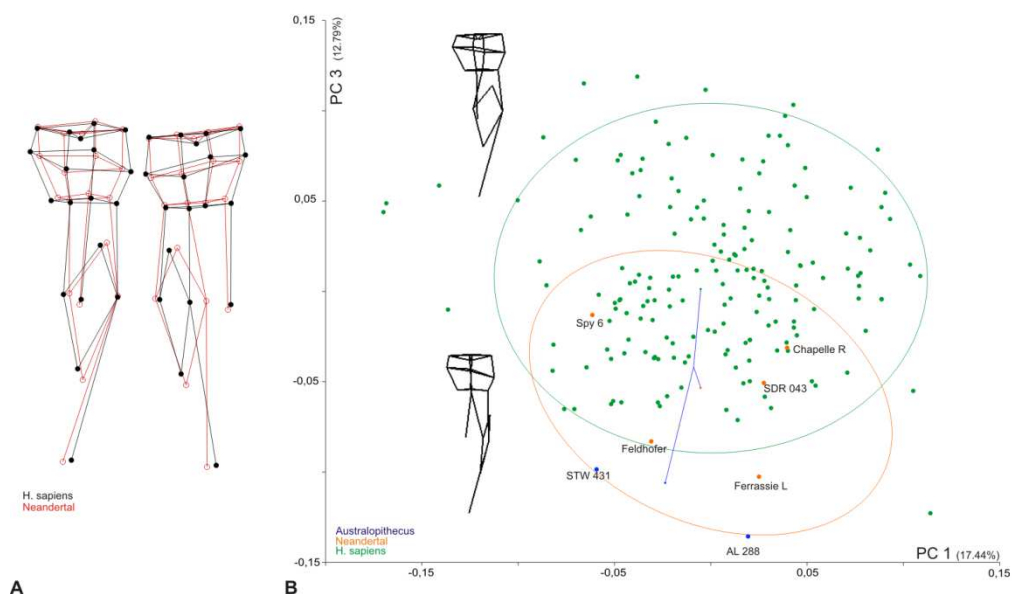


Figure 33. A) Mean shape comparison between *H. sapiens* (black line) and Neandertals (red line) of the proximal radius in anterior and lateral views. B) PC1-PC3 scatterplot of the proximal radius, with the phylogenetic tree projected onto the scatterplot. Confidence ellipses are added to *H. sapiens* and Neandertal samples. Wireframes illustrate the *H. sapiens* and Neandertal morphologies in anterior and lateral views.

VI.7.2 Distal half.

There was no size difference, but there was a significant difference in shape ($p = 0.04$) when comparing AMH and Neandertals. Neandertal radii were characterized by a greater mediolateral and anteroposterior width, shorter interosseous crest, and longer pronator teres entheses (Fig. 34). In the PCA, Neandertal specimens were located within the modern human sample, and El Sidrón Radius 2 was located close to other Neandertals.

VI.7.3 Diaphysis.

With regard to the analysis of the diaphysis, interestingly, mean size comparisons showed significant differences ($p = 0.02$), but the mean shape did not ($p = 0.20$). This finding fits with the PCA (Fig. 35), which shows a large overlap of the samples in the PC1–PC2 (51.57%) subspace, which in turn fits with the analysis of the phylogenetic signal that showed a non-significant result ($p = 0.37$). With the phylogenetic tree projected onto the scatterplot, it is worth noting that *H. antecessor* locates in a separate branch and that its mean shape appears far from other mean shapes of the genus *Homo*. Examination of the further PCs helped to explain this differential pattern, as PC7 (1.80%; Fig. 35) reflected the degree of radial diaphysis curvature that separated two sets of samples. On the one hand, a straight shaft was shown by the AMH and *H. antecessor* samples. On the other hand, a greater curvature of the diaphysis was observed in the Neandertal sample and *Au. anamensis*.

VI.8 Discussion

We observed that most of the features in the Neandertal ulna had a primitive configuration, with the exception of the olecranon process. The Neandertal radius

largely displayed a primitive morphology, but we suggest that some features may be homoplastic due to character reversals (i.e., they are secondarily primitive).



Figure 34. Mean shape comparison between *H. sapiens* (black line) and Neandertals of the distal half of the radius (red line) in anterior view.

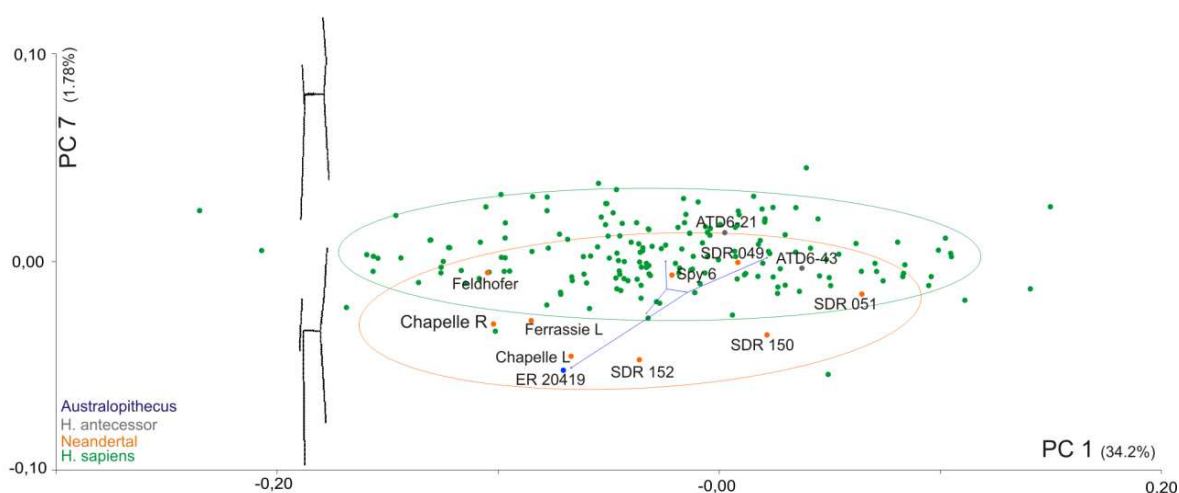


Figure 35. PC1–PC7 scatterplot of the radial shaft, with the phylogenetic tree projected onto the scatterplot. Confidence ellipses are added to *H. sapiens* and Neandertal samples. Wireframes illustrate *H. sapiens* and Neandertal morphologies in anterior and lateral views.

VI.8.1 El Sidrón forearm and Neandertal variability

As a whole, Neandertal forearm bones carry some features traditionally identified as diagnostic for this group (Trinkaus and Churchill, 1988; Vandermeersch and Trinkaus, 1995; Churchill et al., 1996; Pearson and Green, 1997; Carretero et al., 1999; Yokley and Churchill, 2006; De Groote, 2011; Arsuaga et al., 2015; Rodríguez et

al., 2016). The Neandertal ulna shows a large olecranon process, an anteroposteriorly shorter coronoid process compared to AMH, and an anterior orientation of the trochlear notch. In the radius, Neandertals present a higher mediolateral shaft curvature, a medial orientation of the radial tuberosity, and a greater length of the radial neck in comparison with AMH. Our results fully confirm these previous findings, with these distinctions appearing in all of our analyses, using both traditional and geometric morphometrics. In addition, ulna and radius specimens from El Sidrón locate within the Neandertal distribution and display all of the mentioned features, fully confirming the Neandertal attribution of the specimens.

In a broader comparative context, Neandertals grouped together in a well-defined region of the morphospace, showing a smaller range of variability than modern humans. This reduced variability can be most clearly observed in the analysis of the ulna. Relatively low variability within the El Sidrón group has also been observed in analysis of the humerus (Rosas et al., 2015), a pattern that is to be expected if the El Sidrón Neandertals are single biological group with close genetic links among individuals (Lalueza-Fox et al., 2012; Dean et al., 2013; Rios et al., 2015). However, the El Sidrón ulnae show a greater range of dispersion than the Neandertal reference sample of traditional variables ($n = 4$; taken by Solan and Day (1992)), which could be due to the larger sample size of El Sidrón ($n = 6$).

VI.8.2 Forearm trait polarity

It has been argued that, with the exception of anatomically modern populations, the ulna retains a primitive structure in hominins (Churchill et al., 1996; Arsuaga et al., 2015). Consequently, it is expected that Neandertals group more closely with other fossil hominins in the morphospace and are separated from AMH. Mean shape

comparison of the different anatomical regions of the forelimb in Neandertals and AMH shows significant differences in all analyses, except for the radial shaft. In particular, the proximal region of the ulna has characters that clearly discriminate both human species, reinforcing the usefulness of this anatomical region for the purpose of taxonomic classification (Churchill et al., 1996; Groves, 1998; Pearson et al., 1998).

The analysis of the set of landmarks defining the ulnar proximal third (composed of the proximal portion of the trochlear notch, the intersection area of the flexor carpi ulnaris and anconeus muscle attachments, the distal portion of the brachialis attachment, and the proximal part of the interosseous crest) identified two groups in the morphospace. One group is formed by Neandertals and *H. ergaster* and the other by AMH together with *Australopithecus* and *Paranthropus* (A.L.288-1 [*Au. afarensis*], STW 431 [*Au. africanus*], Omo L40-19 [*P. aethiopicus* or *P. boisei*], and OH 36 [*P. boisei*]). A straightforward reading of the data suggests that the overlapping of these older forms with AMH would indicate that the shape of the AMH ulnar proximal third is primitive. In contrast, the Neanderthal and *H. ergaster* ulnar proximal third would show a derived morphology for its position in the morphospace. The overlapping of AMH and Pliocene hominins, to the exclusion of *H. erectus* and *Homo neanderthalensis*, could be interpreted as an evolutionary reversal. Thus, the coincidence of ulnar features in AMH and *Australopithecus* and *Paranthropus* is very likely to be the result of homoplasy or to indicate the presence of secondary primitive traits in *H. sapiens*, as in the humerus (Rosas et al., 2015).

The analysis of the proximal ulnar region (which includes the olecranon process and the complete trochlear notch, both proximal and distal portions) interestingly shows a neat separation between AMH and the rest of the hominins. The Neanderthal sample is

grouped with the primitive older forms such as A.L. 288-1 (*Au. afarensis*) and OH 36 (*P. boisei*), together with KNM-BK 66 (*H. ergaster*). This indicates the presence of derived features in AMH, fully consistent with the cladogram projection and in support of the conclusions of Churchill et al. (1996) and Groves (1998). The results of our study show an apparent contradiction in deduced phylogenetic trait polarity when the proximal region and the proximal third of the ulna are analyzed separately..

This apparent contradiction is resolved when we take into account that the trochlear notch is organized into two separate components: the proximal and the distal portions. The proximal portion of this notch and the olecranon process form the anatomical unit housed in the olecranon fossa of the humerus during the movements of the elbow joint (Gray et al., 1995), so they might be expected to have coevolved (Yokley and Churchill, 2006). In fact, Yokley and Churchill (2006), based on a positive covariation between the size of the olecranon fossa and the olecranon process, proposed two hypotheses to explain the variation of elbow joint morphology. In the first, the similarity of the ulnae from Klasies River Mouth, Border Cave, and Baringo with that of the Neanderthals defined the primitive configuration, and consequently the derived configuration would be exclusively found in AMH. Alternatively, they proposed that the similarity of the elbow of African archaic humans (KNM-WT 15000, Gomboré, Broken Hill E.848, and Omo Kibish) and that of AMH would define the primitive configuration. In this case, the morphology of Klasies River Mouth, Border Cave, Bodo, and Baringo, along with Neanderthals would have been derived with respect to *H. erectus*. When australopiths are included in the analysis, this second hypothesis is the most probable (Yokley and Churchill, 2006), and our results clearly support this second scenario. However, these findings, together with those obtained by Rosas et al. (2015) for the distal region of the humerus, show that even though the morphology of the

elbow joint is derived in *H. neanderthalensis*, the AMH morphology is consistent with a secondarily primitive condition. In contrast, the relative size of the coronoid process, together with the distal portion of the trochlear notch, is shown in the proximal region analysis to be a derived state in AMH.

In a broader context, our morphometric characterization of *Australopithecus*, *Paranthropus*, and *H. ergaster* ulnae does not coincide with that observed in previous studies. Drapeau et al. (2005) described the ulnae of Omo L40-19 and AL 288-1 as similar to AMH, but the ulna OH 36 as similar to *Pan*. Subsequently, McHenry et al. (2007) concluded that ulnae of KNM-BK 66 and Omo L40-19 have a similar morphology to *Pan* and that OH 36 has a different anatomy from *Pan* and AMH, in accordance with Aiello et al. (1999). In our analyses, all of these fossils fall within the *Homo* distribution. The different morphological grouping obtained in our study and those of Drapeau et al. (2005) and McHenry et al. (2007) may be due to the different methodologies employed or to the different samples included. These authors used traditional morphometric measurements analysed by means of discriminant function analysis. In our study, the use of geometric morphometrics allowed us to quantify 3D shape to the exclusion of size, providing a different information to the discriminant analysis, inasmuch as the 3DGM allows to visualize the morphological changes in its anatomical context. In addition, the differences in results may also be explained by the inclusion of *Pan*, *Gorilla*, and *Pongo* in the analysis of Drapeau et al. (2005) and McHenry et al. (2007), whereby the greater dispersion evident (as a result of the distinct locomotor patterns) could mask similarities and differences among KNM-BK 66, Omo L40-19, A. L 288-1, OH 36, and the genus *Homo*.

Churchill et al. (1996) and Arsuaga et al. (2015) defined the anterior orientation of the trochlear notch as the primitive state of the ulna. In this research, the plesiomorphic state concurs with a smaller distal portion of the trochlear notch, and has been observed in *Australopithecus* and *Paranthropus* as well as in early *Homo* specimens, in the African Klasies River Mouth ulnae, in the Sima de los Huesos fossils, and in *H. neanderthalensis*. In this work, we have detected that the more proximal orientation of the trochlear notch, defined as the derived morphology and is identified only in AMH, is mainly due to the relative enlargement of the coronoid process. This distribution of features allows us to suggest that the appearance of an anteroproximal orientation of the trochlear notch occurred in Africa, probably before the first *H. sapiens* Out of Africa event, inasmuch as the Skhul and Qafzeh ulnae have the derived condition (Churchill et al., 1996; Groves, 1998). In addition, the primitive morphology has been found in 10% of modern humans, mainly in African hunter-gatherer populations (Churchill et al., 1996). The coexistence in modern human populations of the derived states together with low frequencies of the primitive morphologies could be explained by a frequency model similar to that used to explain the evolution of the olecranon fossa and distodorsal pillar breadth in the distal humerus (Bermúdez de Castro et al., 2012; Rosas et al., 2015). At some point before the first AMH came out of Africa, some derived “morphological alleles” would have appeared in African populations, increasing their frequency to the detriment of the plesiomorphic state but maintaining the two states of this character.

The evolutionary pattern of the olecranon/proximal portion of the trochlear notch, however, derived in Neandertals and typified as secondarily primitive in the AMH, concurs with the pattern defined for the distal region of the humerus (Bermúdez de Castro et al., 2012; Rosas et al., 2015). This model suggests that the derived

morphology of the Neanderthals originated in a pre-*H. antecessor* population and was inherited by their descendants. From then on, two situations would be evident. On the one hand, descendant Eurasian populations, from which the Neanderthal lineage originated, would have fixed the “derived allele.” On the other, African hominin populations prior to the first *H. sapiens* Out-of-Africa would have maintained the derived morphology (e.g., Klasies River Mouth, Border Cave, Bodo, and Baringo) together with the appearance of the secondarily primitive forms (e.g., Broken Hill, Omo Kibish), which represent the morphology subsequently found in AMH populations.

The sequence of change in the elbow can be summarized as follows. A first change (post-*erectus* and pre-*antecessor*) mainly affected the olecranon process, increasing its size. A second change emerged in a pre-*sapiens* population before the first Out-of-Africa event, affecting the entire proximal ulna. The ulnar coronoid process increased its relative anteroposterior diameter and modified the trochlear notch orientation, while the olecranon experienced a reduction in size. This reduction of the olecranon led to the similarity with the primitive forms. Overall, we could say that starting from a primitive Pliocene pattern, both human lineages, *H. sapiens* and *H. neanderthalensis*, present apomorphic traits in the elbow joint. It is to be noted that the derived traits in AMH are homoplastic, providing them with a seemingly primitive shape.

The radius was less taxonomically informative than the ulna, with large intraspecific variability plus a large overlap among the species. Nevertheless, our results also show that the proximal radius and the diaphysis demonstrate some trait polarity. The Neandertal anatomy of the radius has traditionally been interpreted as a combination of primitive and derived characters (Pearson and Grine, 1997; De Groote,

2011), which together resulted in its unique morphology. According to our analysis, a longer radial is seen in Neandertals, a feature previously considered to be a primitive character given its presence in all hominins except AMH (Pearson and Grine, 1997; Carretero et al., 1999; Rodríguez et al., 2016). Thus, the reduction of the radial neck would have appeared in some populations, presumably African and relatively late, prior to AMH. The exceptional presence of a short neck in the specimen MH2 of *Au. sediba* (Churchill et al., 2013) deserves further attention.

Radial tubercle orientation is one traits that has attracted attention for its apparent taxonomic value. However, there is some uncertainty about the phylogenetic status of this trait in Neandertals. The morphology considered as primitive (medial orientation of the tubercle), represented in our analysis by AL288-1 (*Au. afarensis*) and STW 431 (*Au. africanus*), is also found in Neandertals, while the anteromedial position of this tubercle typical in AMH is considered the derived state of the character. These results agree with the previous studies of Trinkaus and Churchill (1988), Vandermeersch and Trinkaus (1995), Carretero et al. (1999), and De Groote (2011). Extending the comparison with larger samples, we see that the orientation of the radial tubercle indeed has a primitive morphology (medial orientation) in *Australopithecus* (Trinkaus and Churchill, 1988), in only two Sima de los Huesos radii (Carretero et al., 1999), and Neandertals (Trinkaus and Churchill, 1988; De Groote, 2011), while the derived morphology (anteromedial orientation) appears in *H. antecessor*, most hominids from the Sima de los Huesos (Rodríguez et al., 1016), in Klasies River Mouth and Cave of Hearths (Pearson and Grine, 1997), and in AMH. The change in orientation of the radial tubercle from a medial to an anteromedial position may have originated in a pre-*antecessor* population, perhaps in unison with changes in the elbow articulation – olecranon of the ulna and the olecranon fossa of the humerus. However, the presence of

the primitive expression of this character (medial orientation) in 20% of the Sima de los Huesos (Rodríguez et al., 2016) and in almost 90% of the Neandertals (Trinkaus and Churchill, 1988), together with the derived condition (anteromedial orientation) being evident in all specimens of the genus *Homo*, including *H. antecessor* and AMH, leads us to infer that the medial orientation of the tubercle in the Neanderthal lineage represents an evolutionary reversal, a fact already suggested by Rodríguez et al. (2016). The reappearance in the fossil record of a medial orientation (primitive) in a low frequency in the hominins from the Sima de los Huesos and the subsequent fixation in Neandertals may illustrate a phenomenon of homoplasy through a process of morphological change, with the result being a morphological reversal of the character.

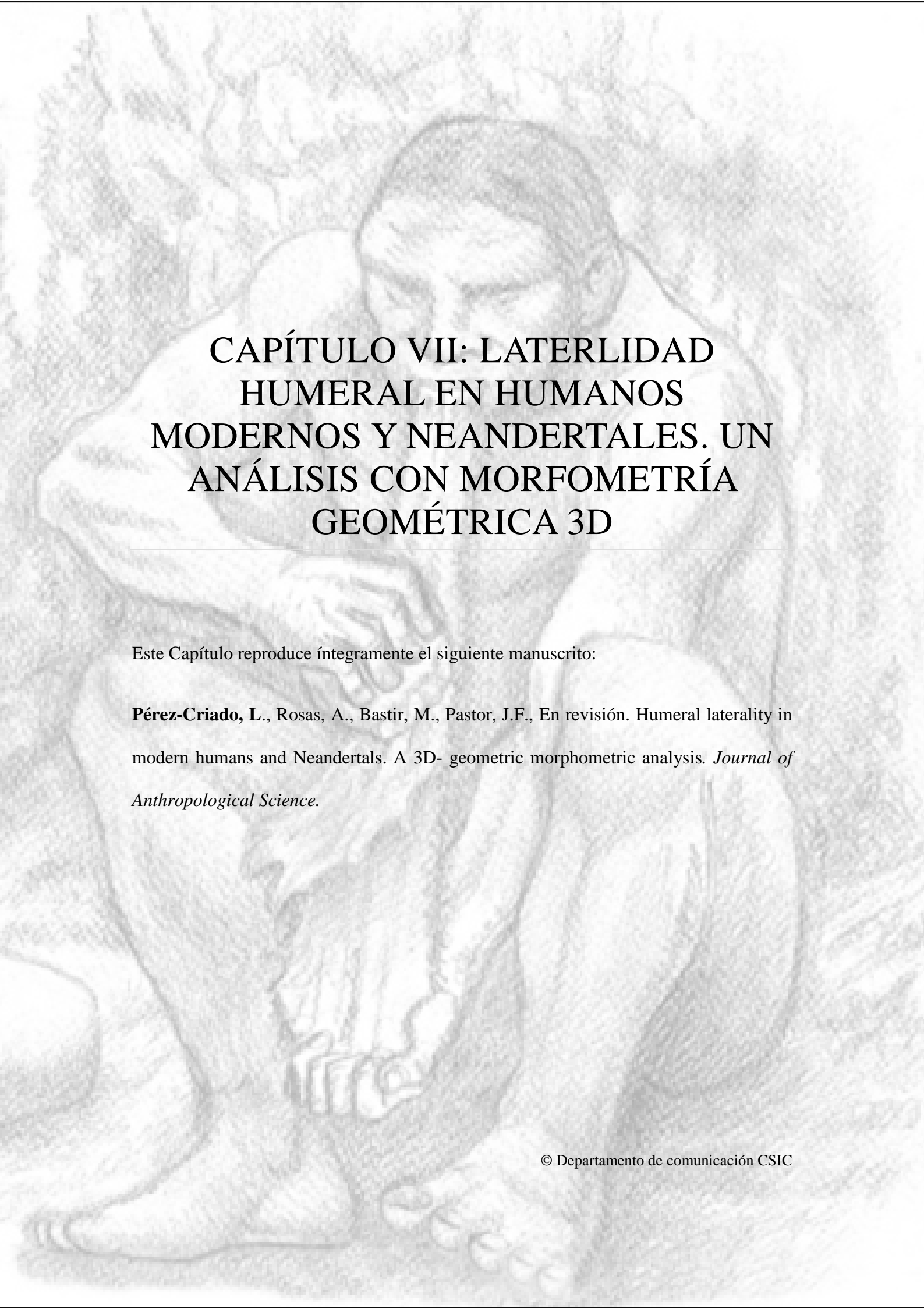
Finally, the radial shaft has large variability and overlap of the samples. Nevertheless, *H. sapiens* (plus *H. antecessor*) and *H. neanderthalensis* (plus *Au. anamensis*) can possibly be differentiated in radial shaft curvature. The primitive condition of the character (curved shaft) is illustrated by *Au. anamensis*, while the derived condition is defined by the straighter shaft of AMH. This interpretation is consistent with the previous studies of Vandermeersch and Trinkaus (1995), Carretero et al. (1999), and De Groote (2011). The polarity of this feature has been difficult to define because of the great variability of this trait in the genus *Australopithecus*, with *Au. afarensis* exhibiting a moderately marked curvature (Johanson et al., 1978) but with new fossils, such as those of *Au. sediba* (Churchill et al., 2013), *Au. anamensis* (Ward et al., 2001), and *Ar. ramidus* (White et al., 2009), pointing to a curved radial shaft. In the light of this new evidence, a marked curvature can be considered the primitive character state.

The large mediolateral curvature of the radial diaphysis was once considered a Neandertal trait when compared to modern humans (Vandermeersch and Trinkaus, 1995). Nevertheless, recent research on the Sima de los Huesos remains shows that this feature was already present in the European Middle Pleistocene hominin populations (Rodriguez et al., 2016). The position of Neandertals and *H. antecessor* in the morphospace in our analysis allows the sequence of change in features of the radial shaft to be clarified. Grouping of Neandertals and *Au. anamensis* indicates a primitive morphology, but this is complicated by the straight shaft shared by *H. antecessor* and AMH. Thus, just as we have seen with radial tubercle orientation, the large radial shaft curvature in Neandertals might be better considered an evolutionary reversal, a scenario also proposed by Arsuaga et al. (2015) and Rodriguez et al. (2016). It is important to note that paleoepigenetic analysis of Neandertals and AMH has shown a different degree of methylation in the genetic cluster HOXD, which is responsible for shaft curvature (Gokhman et al., 2014). The differential epigenetic control in these two human groups for genes involved in limb development, including the mediolateral shaft curvature of the radius (Gokhman et al., 2014), may have led to some of their morphological differences. In this context, the relatively high incidence of homoplasy, and especially the evolutionary reversals, may be due more to epigenetic control, which is possibly more labile and reversible, than to structural modification (e.g., nucleotide change) of the genes.

VI.9 Conclusion

In summary, although the radius and ulna have a very close anatomical relationship, with the bones articulating proximally and distally as well as being connected via the interosseous membrane, from a phylogenetic point of view both bones show a different pattern of evolution. Some ulnar and radial characters have evolved in

a mosaic fashion, giving rise to the morphologies that define the Neandertal and AMH forearms. In accordance with Churchill et al. (1996) and Arsuaga et al. (2015), our data indicate that the Neandertal forearm is a largely primitive structure, inherited from pre-*Homo* ancestors, although some traits are secondarily primitive. From our data, we can also infer that elbow joint morphology experienced considerable reorganization coincident with the origin of AMH or in the populations immediately preceding *H. sapiens*. Anatomically, we have identified three units of evolutionary change: 1) the olecranon and its fossa, 2) the coronoid–radius neck complex, and 3) the tubercle and radial diaphysis. Future investigations might consider in what way the pattern of apomorphies allows for the development of a better understanding of trait origins, which may include cold adaptation, biomechanical or physiological factors, genetic drift, or other influences yet to be revealed.



CAPÍTULO VII: LATERALIDAD HUMERAL EN HUMANOS MODERNOS Y NEANDERTALES. UN ANÁLISIS CON MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA 3D

Este Capítulo reproduce íntegramente el siguiente manuscrito:

Pérez-Criado, L., Rosas, A., Bastir, M., Pastor, J.F., En revisión. Humeral laterality in modern humans and Neandertals. A 3D- geometric morphometric analysis. *Journal of Anthropological Science.*

RESUMEN

La mayoría de los humanos anatómicamente modernos son diestros (preferencia para usar la mano derecha para la mayoría de las tareas) en una proporción de aproximadamente el 90%. Esta lateralidad manual se relaciona con los patrones de lateralidad del miembro superior, ya que se sabe que los patrones de actividad ocupacional dejan marcas en la estructura ósea. Además, diferentes estudios han demostrado que los Neandertales son diestros en proporciones muy similares a las de los humanos anatómicamente modernos. Aquí, por primera vez se utilizan técnicas de morfometría geométrica 3D para estudiar los patrones de lateralidad humeral en una población humana contemporánea y realizar un estudio comparativo con una muestra de Neandertales.

Los resultados muestran diferencias en la lateralidad de la forma dentro de la población humana moderna. Las diferencias de forma en las regiones proximal y distal y en el húmero completo pueden ser causadas por factores no alométricos, y la lateralidad de la forma de la diafisis podría ser explicada por factores alométricos. Además, el patrón de lateralidad en forma es diferente en hombres y en mujeres, siendo más acentuado en las mujeres, lo cual podría deberse a una división sexual del trabajo. Por último, en la comparación entre los humanos modernos y los Neandertales se observa un patrón de lateralidad similar, con la excepción de la anchura de la fosa olecraneana, siendo más ancha en el lado izquierdo de los Neandertales y en el lado derecho en los humanos modernos. Este patrón diferencial puede deberse a una combinación de diferentes comportamientos que implican la extensión completa de la articulación del codo, como la técnica de "stuff and cut", la caza a corta distancia y, como se propone en este trabajo el arrastre de peso con el brazo izquierdo extendido como actividad regular en Neandertales.

VII.1 Abstract

Most anatomically modern humans are right-handed (preference for using their right hands for most one-handed tasks) in a proportion of approximately 90%. This manual laterality or handedness is related to laterality patterns of the upper limb due to the habitual or occupational activity patterns which are known to leave marks in bone structure. Furthermore, different studies have shown that Neandertals are also right-handed in very similar proportions to anatomically modern human. Here, for the first time 3D geometric morphometric techniques are used to study humeral laterality in a contemporary human population from Palencia and Valladolid (Spain) and to make a comparative study with Neandertal sample.

Results show differences in shape laterality within the modern human population. Shape differences in both epiphyses and in the complete humerus can be caused by non-allometric factors, and the shaft shape laterality could be explained by an allometric factors. Moreover, the laterality pattern in shape is higher in the female individuals, which could be due to a sexual division of labor. Finally, in the sapiens-Neandertal comparison we observe a similar laterality pattern, with the exception of the olecranon fossa width, being wider on the Neandertal left side and in the modern human population right side. This differential pattern may be due to a combination of different behaviors that involves the complete extension of the elbow joint, as some already proposed as 'stuff -and-cut' technique and close-range hunting. Furthermore, we propose the weight drag with the left arm extended as a regular activity in Neandertals.

VII.2 Introduction

Anatomically modern humans (AMH) are the only species of extant primate that have a preference for the use of one arm over the other, and preferably the right side (Schultz, 1937; McGrew and Marchant, 1997; Auerbach and Ruff, 2006; Blackburn, 2011). A large number of studies have established that most AMH are right-handed, that is, they use their right hands for most one-handed tasks and the proportion of right-handed individuals among current populations oscillates between 70 to 98% (Annett, 1970; 2002; McManus, 1979; Porac et al., 1980; 1986; Perelle and Ehrman, 1994; Marchant et al., 1995; Marchant and McGrew, 1998; Singh et al., 2001; Faurie et al., 2005). Different studies have shown that manual laterality or handedness –the dominance or preference for using one hand over the other to perform activities– is related to laterality patterns of the upper limb (Hawkey and Merbs, 1995; Uomini, 2011; Villote and Knüsel, 2013). This is due to the habitual or occupational activity patterns which are known to leave marks in bone structure due to the distinct pattern resulting from the differences in muscle use (Krahl et al., 1994; Hawkey and Merbs, 1995; Steele, 2000; Bass et al., 2002; Lazenby, 2002; Kontulainen et al., 2003; Shaw and Stock 2009a, b; Uomini, 2011). Upper limb morphology changes during growth because the differential load in hands, arms and shoulders causes asymmetrical adaptations in the skeleton. The bony response to the load may include increasing bone mineral content, density or cross-sectional area (Haaspalo et al., 1996) which could increase the area of insertion of the muscles on the bone's surface (Uomini, 2011). Traditionally, the upper limb laterality patterns have been analyzed through size and musculoskeletal stress markers (MSM). Considering all of this, the dominant hand is associated with a larger size and greater development of MSM in the corresponding arm. Nowadays the dominance of the right arm has been observed in different

osteological populations of *H. sapiens*, among which include recent hunter gatherers, Medieval British and Slovenes, Romano-British, German Neolithic farmers, Central European Late Eneolithic, Early Bronze Age and Northern European Mesolithic people (Schultz, 1937; Thould and Thould 1983; Constandse-Westermann and Newell 1989; Reichel et al., 1990; Trinkaus et al., 1994; Steele and Mays 1995; Churchill and Formicola, 1997; Wilckzak, 1998; Mays, 1999; Cuk et al., 2001; Labenzy, 2002; Auerbach and Ruff, 2006; Sládek et al., 2007; 2016; Weiss, 2009; Blackburn, 2011).

Studies of humeral laterality have traditionally focused on differences in size using osteometrics and/or cross-sectional geometry. These methods have been applied to Medieval skeletons from York (England) (Mays, 1999) and the Drava river (Slovenia) (Cuk et al., 2001), numerous samples from Holocene adult humans (Auerbach and Ruff, 2006), Central European Late Eneolithic and Early Bronze Age (Sládek et al., 2007), several hunter-gatherer populations (Weiss, 2009), as well as non-adult individuals from different English archaeological sites (Blackburn, 2011). These studies have shown the right humerus is larger and more robust than the left, and the diaphyseal diameter is the most variable measurement. The greater right side robusticity has been interpreted as reflecting right handedness.

Manual laterality in Neandertals has been approached using different methodologies, such as analysis of striations on the labial facet in the anterior teeth (Bermudez de Castro et al., 1988; Lalueza and Frayer, 1997; Estalrrich and Rosas, 2013; among others), stone tool production (Steele and Uomini, 2005), brain lateralization from endocasts (Holloway et al., 2009), and asymmetry in upper limb bones (Trinkaus et al., 1994; Cashmore et al., 2008). All of these studies concluded that Neandertals were mostly right-handed; there are only three Neandertal individuals

considered left-handed: an individual from Krapina (KDP 4), Hortus (Hortus VII) (Frayer et al., 2011) and Vergisson 4 (Vg 4-83) (Condemi et al., 2017). Thus, with a total of 27 right-handed and 3 left-handed individuals, Neandertals demonstrate very similar proportions of right-handedness to modern humans (Uomini, 2011; Volpato et al., 2012; Condemi et al., 2017).

There are few studies that relate humeral laterality and handedness in Neandertals (Ben-Itzhak et al., 1988; Trinkaus et al., 1994; Vandermeersch and Trinkaus, 1995; Cashmore et al., 2008). This may be due to the fragmentary state of the fossils, or because of the intrinsic difficulty in assigning isolated upper limb remains to the same individual. One of the most studied Neandertal specimens is Régourdou 1, and both the upper limb analysis (Vandermeersch and Trinkaus, 1995; Volpato et al., 2012) and dentition (Volpato et al., 2012) suggest that this individual was right-handed. Furthermore, Trinkaus et al. (1994) studied humeral laterality in eight Neandertal individuals; they observed that right humeri are bigger than the left humeri, so they concluded that the fossils studied belonged to right-handed individuals. Moreover, they observed that the asymmetry pattern is higher in Neandertal than in anatomically modern humans.

Few studies have investigated if sexual dimorphism affects laterality. Auerbach and Ruff (2006) analyzed the relationship between sexual dimorphism and laterality in different modern human populations. They found that the male humerus is more asymmetric in diaphyseal dimensions and vertical head diameter, while in the female humerus is length, and that these differences are associated with the sexual division of labor (Auerbach and Ruff, 2006). In Neandertals an association between sexual dimorphism and laterality has also been observed, wherein male Neandertal humeri are more asymmetric than female humeri (Ben-Itzhak et al., 1988). In addition, Ben-Itzhak

et al. (1988) performed a comparison of the humeral laterality pattern between Neandertals and AMH, in which they observed that the asymmetry pattern in male humeri was more marked in Neandertals, such that there was greater development of the right humerus. In comparison, for female humeri no differences are observed in the asymmetry pattern between Neandertals and AMH.

Different laterality patterns observed in AMH populations have been explained by different activity patterns, and from this it has been possible to infer variation in physical activity in past populations (Hawkey and Merbs, 1995; Steele, 2000; Labenzy, 2002; Shaw and Stock, 2009a, b). However, some experimental studies with mice (Rabey et al., 2015) and sheep (Zumwalt, 2006) show that the activity pattern may not be correlated with morphology of the muscle attachments. In spite of these results, the great asymmetry found in Neandertal arms has been related to their behavioral patterns, such as close range hunting with thrusting spears (Churchill et al., 1996) as well as flint knapping or animal hide preparation (Trinkaus et al., 1994). Shaw et al. (2012) concluded, through an experimental study, that the further development of the Neandertal right humerus is due to repetitive movements associated with animal hide preparation and not to close range hunting.

Classically laterality studies were carried out from osteometry and cross-sectional measurements. Here, for the first time 3D geometric morphometric (3DGM) techniques are used to study humeral laterality, this new approach to analyze laterality is used in order to extract more information about laterality patterns studying shape and size independently. The first aim of this work is to study humeral laterality in a contemporary population of the center of Iberian Peninsula; based on previous studies (Wilczak, 1998; Cuk et al., 2001; Auerbach and Ruff, 2006) we would expect to obtain

a larger size and a higher MSM in the right side. It is also expected that the humeral laterality differs according to sex, showing greater differences between male humeri than female.

The second aim is to study humeral laterality in Neandertals. According to Ben-Itzhak et al. (1988) and Trinkaus et al. (1994), we should expect a high laterality pattern with a greater development of the right humerus. Furthermore, we compare the laterality pattern between both human species, and we expect that Neandertals will have a greater difference between the two sides. Finally, we will try to identify any different behavioral patterns between Neandertals and anatomical modern humans.

VII.3 Materials and methods

The anatomical modern human sample consists of 106 individuals from the early 20th century of Palencia and Valladolid (Spain), housed at the Paleoanthropology group (Museo Nacional de Ciencias Naturales, MNCN-CSIC; Madrid, Spain) and the Anatomical Museum of the University of Valladolid (Uva, Valladolid, Spain). The collection consists of 106 adult skeletons (53 females and 53 males) of known sex and age, free of pathologies with an age range of 23-90 years. As it is a current skeletal population we assume that 90% of individuals are right-handed.

The right and left humeri of four Neandertal individuals (*Homo neanderthalensis*) have been measured to analyze laterality. Two high-quality replicas of La Ferrassie 1 (France; 54 ± 3 - 40 ± 2 Ky; Guerin et al., 2015) and Feldhofer (Germany; ~40Ky; Schmitz et al., 2002) belonging to the Paleoanthropology Group (MNCN-CSIC) (Madrid, Spain), and two CT scan virtual reconstructions of Régourdou 1 (France; MIS4: 90-56Ky; Vandermeersch and Trinkaus, 1995) and Spy 14 (Belgium; ~36Ky; Semal et al., 2008) (with the permission of NESPOS database) were analyzed. All of

these Neandertal individuals are considered to be male (Trinkaus, 1980), and right-handed based on humeral laterality studies (Trinkaus et al., 1994; Uomini, 2011).

VII.3.1 Morphometric analyses

3D geometric morphometric (3DGM) techniques based on landmark (lm) configurations are used in this study. For each complete humerus we measured 43 homologous landmarks (lm 1-43; Table 1 and Figure 7), which defined the bone structure, including muscle attachment sites and articular surfaces. All humeri from the *H. sapiens* sample preserve all anatomical regions and the 43 landmarks are taken.

The study of laterality in the Neandertal sample was carried out considering the anatomical region present in both arms. La Ferrassie 1 preserves the diaphysis and distal epiphysis in both humeri, apart from some landmarks on the olecranon fossa (lm: 1-10, 13, 15-26; Fig. 36A). Spy 14- right and left humeri- preserves diaphysis and distal epiphysis without lateral epicondyle and capitulum (lm: 4-25; Fig. 36B) and Régourdou 1 preserves in common only the distal epiphysis (lm: 1-18; Fig. 36C), because its left humerus has a fracture in the diaphysis. Finally, Feldhofer preserves the diaphyses and distal epiphyses in both humeri (lm: 1-26; Fig. 36D); this specimen has a pathological left ulna, so the left humerus is less well-developed and some anatomical regions are affected. In this study, the landmarks taken on this specimen are not in the affected region.

Landmarks were taken with a MicroScribe® digitizer in both modern humans and high-quality replicas, whereas Amira 5.4.1 software (Stalling et al., 2005) was used for measuring virtual specimens. To test the intra-observer error between the two digitization methods, one humerus was measured five times using the MicroScribe®

device and repeated five additional times with Amira. These digitizations were compared with other humeri through Procrustes distances. The largest of the Procrustes distance between repetitions (0.038) was less than the smallest Procrustes distances measures (0.049). Therefore, we considered this an admissible intra-observer error and the analyses were performed.

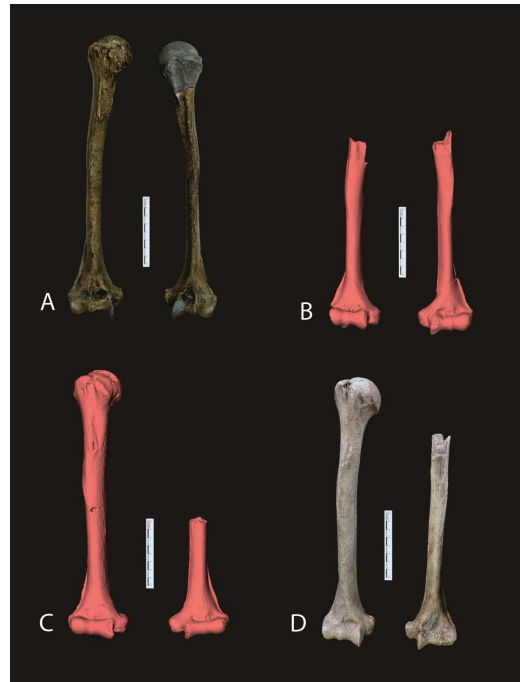


Figure 36. Neandertal sample used in this study. La Ferrassie 1 (A), Spy 14 (B), Régourdou 1 (C) and Feldhofer (D).

To study the modern human population, a Partial Procrustes superimposition was conducted, which reflect, rotate, scale and translate the landmark coordinates, to study shape, from the Procrustes distances, and size, via centroid size (CS), independently (Bookstein, 1991; Zelditch et al., 2004; Mitteroecker and Gunz, 2009). First, a mean centroid size (CS) analysis was performed to compare the differences between sides. A Kolmogorov-Smirnov test revealed a normal distribution of the data and thus a parametric Student's t-test was performed with SPSS v.20 software (IBM Corp. 2011). In addition, mean shape comparisons were carried out on Procrustes distances and then a permutation test (N=10000) was performed using MorphoJ

software (Klingenberg, 2011). Furthermore, with this software, allometry was studied through multivariate linear regression to analyze the covariation between shape and size. Finally, a mean shape comparison analysis of the regression residuals was performed to analyze the non-allometric component. These analyses were performed on both left and right complete humeri (lm 1-43), and also 3 separated sets analyses: distal epiphysis (lm 1-17), proximal epiphysis (lm 27-43) and diaphysis (lm 13, 17-26).

Furthermore, to see if there are differences in humeral laterality related to sexual dimorphism, size and shape analyses were performed on the complete sample and on males and females separately. To compare the laterality pattern between males and females, a multivariate regression analysis with dummy variables was carried out for each sex, where the dependent variable is the shape and the independent variable is the side (right and left). For each sex a regression vector is obtained, then they were compared and the difference between them was quantified through an angle (Cobb and O'Higgins, 2007; Bastir et al., 2013b; Klingenberg and Marugán-Lobón, 2013). Small angles indicate similarities between the pattern of laterality and big angles differences. All these analyses were conducted with MorphoJ software.

The analysis of laterality in the Neandertal sample was conducted individually. In each individual a Partial Procrustes superimposition was carried out to study size and shape. After this, the right humerus shape was superimposed on the left shape, and the differences were assessed.

VII.4 Results

VII.4.1 Laterality in a modern human population

Modern human laterality has been analyzed through the size and shape independently. The study of size shows that the 84.15% of the sample has a larger right humerus; furthermore the comparison between right CS and the left does not show significant differences in the different analyses performed (Table 10), but the size mean is bigger in the right humerus than the left in all analyses (pooled sexes and male and female separately).

Table 10: Results of the mean size analysis comparison in laterality. The mean and standard deviation (SD) are included for each sex. T statistics and p-value are presented for all analysis.

| | | SIZE | | T | p-value |
|---------------------------|--------------|-------------|-----------|----------|----------------|
| Male + female | | Mean | SD | | |
| Complete | Right | 809.28 | 55.34 | 1.112 | 0.268 |
| | Left | 800.30 | 55.66 | | |
| Distal epiphysis | Right | 85.012 | 7.23 | 0.409 | 0.683 |
| | Left | 84.586 | 7.01 | | |
| Proximal epiphysis | Right | 77.105 | 6.188 | 1.282 | 0.201 |
| | Left | 75.94 | 6.198 | | |
| Diaphysis | Right | 223.91 | 17.19 | 1.737 | 0.084 |
| | Left | 219.56 | 17.24 | | |
| Male | | Mean | SD | T | p-value |
| Complete | Right | 842.72 | 39.42 | 1.028 | 0.307 |
| | Left | 834.26 | 40.80 | | |
| Distal epiphysis | Right | 90.05 | 5.30 | 0.860 | 0.392 |
| | Left | 89.07 | 5.77 | | |
| Proximal epiphysis | Right | 81.42 | 4.13 | 1.553 | 0.124 |
| | Left | 79.95 | 5.02 | | |
| Diaphysis | Right | 232.95 | 13.51 | 1.380 | 0.171 |
| | Left | 229.11 | 13.67 | | |
| Female | | Mean | SD | T | p-value |
| Complete | Right | 775.85 | 48.51 | 1.041 | 0.300 |
| | Left | 765.59 | 46.87 | | |
| Distal epiphysis | Right | 80.06 | 5.13 | 0.164 | 0.870 |
| | Left | 79.89 | 4.78 | | |
| Proximal epiphysis | Right | 72.31 | 4.52 | 1.046 | 0.298 |
| | Left | 71.81 | 7.39 | | |
| Diaphysis | Right | 214.87 | 15.74 | 1.595 | 0.114 |
| | Left | 209.81 | 14.98 | | |

Significant differences in shape can be clearly observed in all analyses (Table 11: mean shape), except in the male diaphysis. Firstly, the differential features between

the right and left humerus observed in the whole sample are (describing the right humerus):

- More posterior orientation of the humeral head, indicating lower humeral torsion (Figure 37A and B).
- Deltoid and teres major have a greater muscle insertion area (Figure 37A and B).
- Proximal end of the lateral supracondylar ridge is located more distally on the shaft (Figure 37A and B).
- Coracobrachialis muscle attachment is located slightly more distally on the shaft (Figure 37A and B).
- Maximum width of both tubercles is more posterior (Figure 37C and D).
- Bicipital groove is wider and deeper (Figure 37C and D).
- Humeral head shows a lower vertical diameter (Figure 37C and D).
- Olecranon fossa is taller and wider (Figure 37E and F).
- Trochlea is wider (Figure 37E and F).
- Capitulum is narrower and more disto-posteriorly projected (Figure 37E and F).

When laterality was investigated within each sex, the pattern of differences was similar to that described for the pooled sample. However, the differences between left and right sides are more pronounced in females than in males (Figure 38). These more prominent features in female humeri are:

- Longer length of teres major in the right humerus and pectoralis major in the left.

- Proximal point of the supracondylar ridge and its more projected region are located more proximally on the left side.
- Deltoid tuberosity positioned more laterally in the left humerus.
- Humeral head larger in the left humerus.

Table 11: Results of the mean shape analysis in laterality. Firstly the mean shape comparisons are presented and then the residual regression means shape comparison. The procrustes distances and the p-value are included for all analysis.

| MEAN SHAPE | | | RESIDUAL REGRESSION | |
|--------------------|---------------------|---------|---------------------|---------|
| Male + female | Procrustes distance | p-value | Procrustes distance | p-value |
| Complete | 0.01121569 | <.0001 | 0.01089014 | <.0001 |
| Distal epiphysis | 0.04462009 | <.0001 | 0.04459662 | <.0001 |
| Proximal epiphysis | 0.06123095 | <.0001 | 0.06062660 | <.0001 |
| Diaphysis | 0.02164011 | 0.01 | 0.01844830 | 0.07 |
| Male | Procrustes distance | p-value | Procrustes distance | p-value |
| Complete | 0.01077659 | <.0001 | 0.01037940 | 0.02 |
| Distal epiphysis | 0.03976152 | <.0001 | 0.04015404 | <.0001 |
| Proximal epiphysis | 0.05949123 | <.0001 | 0.05725435 | <.0001 |
| Diaphysis | 0.02118332 | 0.18 | 0.01776656 | 0.37 |
| Female | Procrustes distance | p-value | Procrustes distance | p-value |
| Complete | 0.01364673 | <.0001 | 0.01309990 | <.0001 |
| Distal epiphysis | 0.05189159 | <.0001 | 0.05188257 | <.0001 |
| Proximal epiphysis | 0.06862515 | <.0001 | 0.06716869 | <.0001 |
| Diaphysis | 0.02915477 | 0.03 | 0.02565685 | 0.07 |

To study the allometry and verify whether shape depends on size, a multiple linear regression was conducted. All of these analyses are significant ($p < 0.01$) indicating that an allometric pattern exists, i.e., for which shape depends on size. But this allometric pattern explains a very small percentage (1.5-3%) of the overall variability. So most humeral shape variability could be explained by a non-allometric pattern, i.e., is non-size dependent.

Mean shape analysis comparison with the residual regressions revealed that the results continued to be significant, except for the diaphysis (Table 11: residual

regression). In this analysis the anatomical differences are very similar to those described previously.

Finally, multivariate regression analysis with dummy variables for male and female separately show significant results (male: $p=0.01$; female: $p<0.01$). Comparison of the regression vectors shows an angle between them of 46.59° , which is highly statistically significant ($p<0.0001$). This result indicates a different pattern of laterality between sexes.

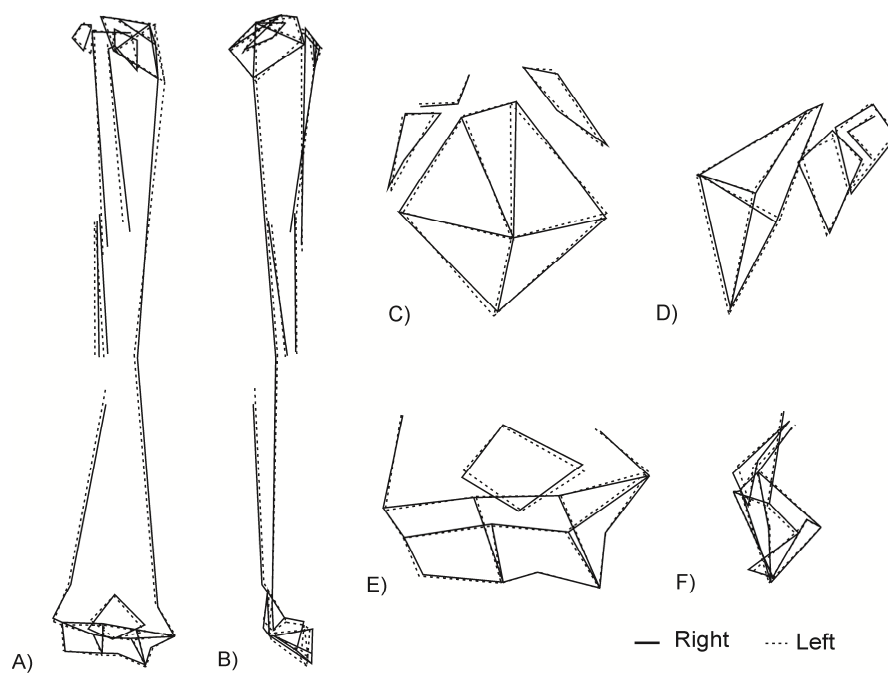


Figure 37. Illustration by wireframes of the shape differences of laterality. The complete humerus is represented in anterior (A) and lateral (B) views, the proximal region in superior (C) and lateral (D) orientations and the distal region in anterior (E) and lateral (F) views.

VII.4.2 Laterality in Neandertal humeri and their comparison with a modern human sample

Laterality has been observed in the four Neandertals here analyzed. The CS comparison shows that the right humerus is bigger than the left (Table 12) except in La Ferrassie 1. The highest differences were noted between the Feldhofer humeri.

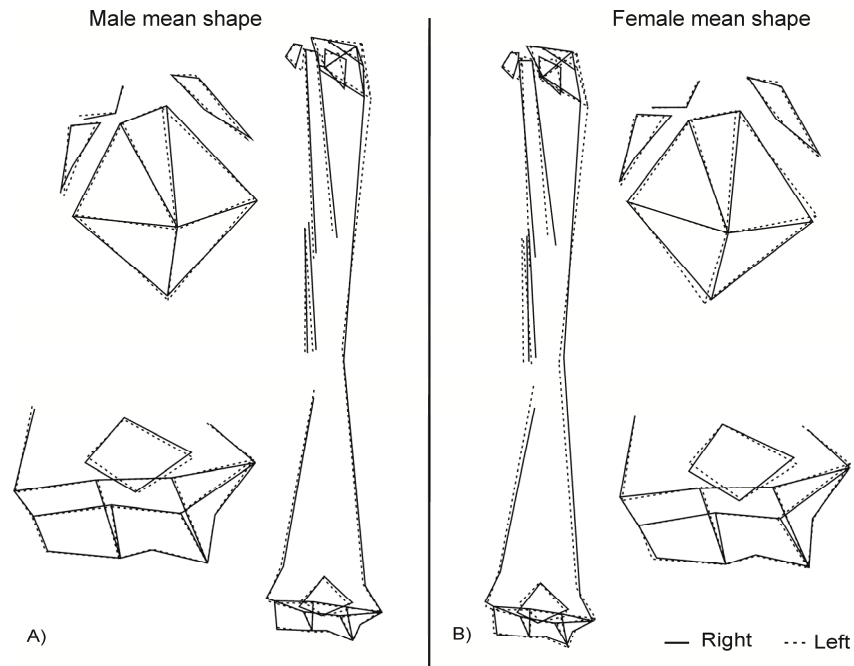


Figure 38. Illustrations by wireframes of the laterality mean shape comparisons in male (A) and female (B).

Table 12: Centroid Size of each humerus of Neandertal sample.

| SIZE | Right | Left |
|-----------------------|--------|--------|
| Feldhofer | 396.99 | 382.01 |
| Régourdou1 | 276.61 | 271.72 |
| La Ferrassie 1 | 397.49 | 399.07 |
| Spy 14 | 359.15 | 356.97 |

Regarding shape analyses, we observed anatomical differences when the right and left shapes were compared. These differences are (describing the right arm, and depicted in Figure 39):

- Smaller olecranon fossa.
- Capitulum oriented more distally.
- Higher medial trochlea.
- Diaphysis is larger but it shows high variability in the length of different muscle attachments analyzed between the four Neandertal studied. The deltoid tuberosity is wider, and the coracobrachialis attachment is located more proximally in the left humerus except in Feldhofer.

To compare the laterality patterns between the Neandertals and the AMH population (Figure 39), only males from the modern sample were considered because all Neandertal individuals were identified to be male. When laterality results of both species were compared, we observe a very similar laterality pattern between right and left humeri, with the exception of the olecranon fossa, which is wider in the Neandertal left humeri, but which in anatomical modern human shows the opposite pattern.

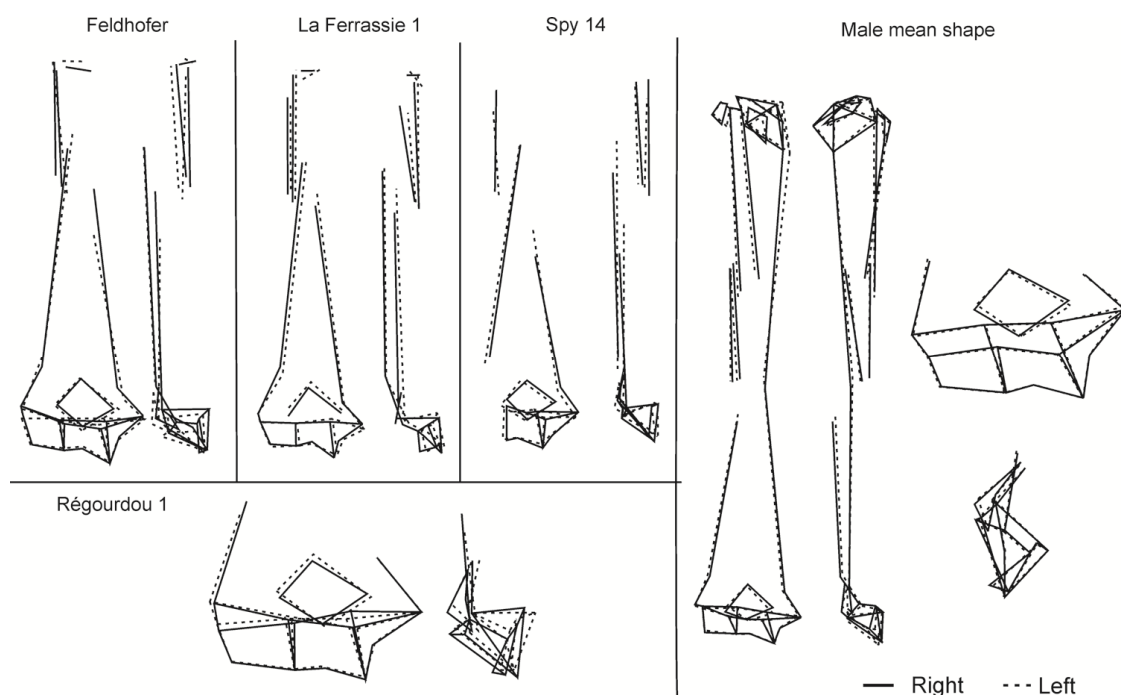


Figure 39. Representation by wireframes of the Neandertal laterality and the male mean shape of the modern human population.

VII.5 Discussion

The laterality pattern in the anatomically modern human population studied here shows that the 84.15% of the right humeri are bigger than the left; this percentage fits into the proportion of right-handed individuals within current populations (Annett, 1970; 2002; McManus, 1979; Porac et al., 1980; 1986; Perelle and Ehrman, 1994; Marchant et al., 1995; Marchant and McGrew, 1998; Singh et al., 2001; Faurie et al.,

2005). When the mean CS between right and left humeri are compared the results are not significant different, although the mean of the right humerus is bigger than the left; this was also observed in previous studies such as Cuk et al. (2001), Auerbach and Ruff (2006), Sládek et al. (2007), Weiss (2009) or Blackburn (2011), who associated this difference in size with the preferential use of the right side.

All shape analyses (except the male diaphysis) show significant differences between sides. However, when the allometry effect is removed, i.e., shape component associated with size, we have two different results. On the one hand, the complete humerus and both epiphyses continue to be significant; therefore humeral laterality can be explained by a non-allometric component (not related to the size). This result could imply a differential activity pattern in both arms during life. Because mechanical loads on epiphyses experienced before adulthood may produce changes in these structures (Blackburn, 2011), they are therefore manifest in the complete humerus. These differences could be reflected in features like the humeral torsion (Rhodes, 2006; Rhodes and Churchill, 2009; Roach, 2012), septal perforation in the olecranon fossa (Singhal and Rao, 2007) or the carrying angle (Paraskevas et al., 2004; Tukenmez et al., 2004).

On the other hand, the result obtained for the diaphysis indicates that its shape variation could be explained by an allometric component; i.e., shape variability is related with size variability. In the present study, shaft laterality has mainly been analyzed via muscle attachment length (pectoralis major, teres major and deltoids) and the coracobrachialis position. These results show that the relative length of the muscle attachments depends on shaft size, so when the shaft is greater, the muscle attachment will be longer. Our findings complement previous studies about shaft cross-section (Cuk et al., 2001; Auerbach and Ruff, 2006; Stock et al., 2013). These authors

concluded that the diaphysis is the most asymmetric region in the humerus in response to physical activity, because in the shaft higher mechanical stresses provoke greater muscle pressures in the bone, causing an increase in cortical bone (Cuk et al., 2001; Auerbach and Ruff, 2006; Stock et al., 2013). Therefore physical activity causes an increase in the thickness of the cortical bone in the diaphysis, but the shape of the shaft can be explained by size.

Our dummy regression analysis results show that the patterns of humeral asymmetry differ between the sexes, with females demonstrating greater asymmetry than males. Auerbach and Ruff (2006) have also observed a different asymmetry pattern based on sex; they observed that in men, diaphyseal dimensions and vertical head diameter are more asymmetric, while in women the humeral length is more asymmetric. Sladeck et al. (2016) propose that asymmetry in length would be due to genetic factors rather than a pattern of activity. These results do not coincide with the laterality patterns observed in our study, where the female sample shows greater differences in laterality, mainly observable in the diaphysis, while male humeri show minor differences. Despite differences between both studies, the laterality pattern could be associated to the different activity patterns related with the sex by different manipulative behaviors (Sládek et al., 2007; 2016). Traditionally it has been considered that the thickness of the shaft cortical bone of male humeri is the most asymmetric character (Auerbach and Ruff, 2006; Sládek et al., 2007; 2016). However in this work, through 3DGM we have observed that the females have the greatest laterality pattern on shape; this could be explained by the socio-cultural structure of the sample used for the study. The 75.3% of the Palencia population of early twentieth century worked in agriculture, in which 91.5% of the active population were men, so women took care of the housework together with the care of their children (Azagara Ros and Chorén Rodríguez, 2006;

2007). This marked sexual division of labor could explain these patterns of different handedness between the sexes.

In the comparative study of laterality between Neandertal and modern human populations, the same size pattern is found in both samples (right humerus is bigger than the left), except in La Ferrassie 1, in which the left humerus is slightly bigger, contrary to Heim (1982). This result may be due to the methodology; 3DGM studies size in a relative manner from the distances between each landmark and the centroid (Zelditch et al., 2004), and so this result depends on a relative measure instead of an absolute one. The most asymmetric specimen in size is Feldhofer, due to the presence of a proximal epiphyseal fracture in the left ulna causing pathological alterations in the distal epiphysis of the humerus (Schwalbe, 1901; Trinkaus et al., 1994), such that the elbow joint would have had limited movement in this arm, which would explain the reduced size of the arm.

In shape analysis, the same variability patterns have been observed in both human groups with one exception: the widths of olecranon fossa and distodorsal pillars show an opposite pattern to that observed in the Spanish population. In this study the left olecranon fossa in Neandertals is wider than the right, which coincides with the classical measures taken by Heim (1982).

Neandertals have been determined to be right-handed by different methodologies (LeMay, 1976; Holloway, 1981; Holloway and Delacoste-Lareymondie, 1982; Trinkaus et al. 1994; Vandermeersch and Trinkaus, 1995) with an approximate ratio of 90% (Frayer et al., 2011; Uomini, 2011; Volpato et al., 2012). This proportion is very similar to that found in the current populations, ranging from 98 to 70% (Perelle and Ehrman, 1994; Marchant and McGrew, 1998; Faurie et al., 2005, among others). Although the

right-handed proportion is similar between these two populations and, as we have seen in this work, the laterality pattern is also similar, with the olecranon fossa width as an exception. In light of these results it is necessary to consider the functional aspects of the olecranon fossa and, knowing that Neandertals were right-handed, we raise the question of what kind of activities could be different in Neandertals and *H. sapiens* populations in order to produce a differential size of the olecranon fossa size?

The olecranon fossa is the anatomical region of the humerus that accommodates the olecranon process of the ulna during extension of the elbow (Staubesand, 1988; Williams et al., 1995). Different studies have observed that the bigger size of the olecranon fossa and lesser distodorsal pillars breadth in Neandertals compared with *H. sapiens* is a classical feature of this human group (Vandermeersch and Trinkaus, 1995; Bacon, 2000; Rosas et al., 2015). There are several studies about septal perforation in modern human population (Singhal and Rao, 2007; Ndou et al., 2013), suggesting that the higher size and the septal perforation are produced by bone resorption, for an intermittent pressure of ulna olecranon or coronoid processes on the septum of the humerus during the flexion-extension movement of the elbow producing a greater hyperextension of this joint. In Neandertals, this same phenomenon could explain the higher size of the left olecranon fossa.

The larger size of the left olecranon fossa in Neandertals may be due to functional factors where, perhaps, the left arm had done a stronger extension movement. These movements could be related with 'stuff-and-cut' technique (Brace, 1975). This technique consists in holding some material with teeth, this material is stretched with the non-dominant arm maybe extended, and the dominant arm cuts the material. Also, the close-range hunting or thrusting spears hunting strategy (Schmitt et al., 2003; Shea

and Sisk, 2010) could cause an olecranon fossa asymmetry. The dominant arm (right side) would perform the pushing force at the back of the spear, while the non-dominant arm (left side) would act as a guide at the front of the spear, producing the complete extension of the elbow (Schmitt et al., 2003); furthermore, Shaw et al. (2012) have observed that the maximum muscle activity during the hunt occurs in the left side. These behaviors could have produced the differential pattern in arm asymmetry observed between Neandertals and anatomically modern humans (Churchill et al., 1996).

Finally, in this paper we propose that weight dragging with the left arm in complete extension could also provoke greater pressure from the olecranon process on the olecranon fossa, increasing fossa size. Neandertals were hunter-gatherers, and they would have had to have walked long distances, transporting different objects, like heavier materials or material that requires more precise manipulation (lithic industry, spears or fire). The material that requires more precise manipulation may be transported with the dominant arm, the right hand in most cases, while the weight could have been dragged with the non-dominant arm.

A set of all these activities could explain the differential pattern in the olecranon fossae laterality of these two human species.

VII.6 Conclusions

Here, we performed a humeral laterality study through 3DGM techniques in a current population of modern humans, and we have compared this laterality pattern with a Neandertal sample. With this methodology we can observe different results to those described in previous work. We conclude that there is a laterality pattern in shape that is statistically significant in the current population. Shape differences in both epiphyses

and in the complete humerus can be caused by non-allometric factors, and the shaft shape laterality could be explained by allometry. Moreover, we have observed that the laterality pattern in shape is higher in the female individuals, which could be related to a sexual division of labor.

In the AMH-Neandertal comparison, the laterality pattern is the same in both species except in the olecranon fossa width, being wider on the Neandertal left side and in the modern human population right side. This difference could be due to a combination of different behaviors such as the 'stuff -and-cut' technique, close-range hunting and the weight drag with the left arm extended as a regular activity in Neandertals.



CAPÍTULO VIII: EL ÚLTIMO ANTEPASADO COMÚN *PAN/HOMO*. UNA APROXIMACIÓN A TRAVÉS DE LA EXTREMIDAD SUPERIOR

Este Capítulo reproduce íntegramente el siguiente manuscrito:

Pérez-Criado, L., Holliday, T., Rosas, En preparación. Last Common Ancestor
Pan/Homo. What can the forelimb tell us? *American Journal of Physical Anthropology*.

RESUMEN

El estudio del origen del bipedalismo y de la reconstrucción de la morfología del último antepasado común *Pan / Homo* ha sido un tema ampliamente estudiado para el que se han propuesto un gran número de modelos, actualmente los modelos chimpancés, orangután y arbóreo generalizado o multígrado son los más estudiados. En este trabajo se ha tratado de reconstruir la anatomía del último antepasado común *Pan/Homo* a partir de la extremidad superior, mediante técnicas de morfometría geométrica 3D en un contexto comparativo amplio, que incluye a representantes de las familias Cercopithecidae y Hominidae junto con diferentes homínidos fósiles. Para ello se lleva a cabo un análisis de anatomía comparada de estas dos familias donde se observan grandes diferencias, que podrían estar asociadas a los diferentes patrones locomotores. En segundo lugar se analiza la anatomía de húmero, ulna y radio de la familia Hominidae, donde se observan grandes diferencias anatómicas, las cuales se deben a las especializaciones asociadas con los diferentes patrones de locomoción en los grandes simios y a las tareas de manipulación y transporte en los humanos modernos. Con los datos obtenidos en estos análisis, junto con los obtenidos en la reconstrucción de la morfología del miembro superior último antepasado común *Pan/Homo* con el método “square-change parsimony” se propone que el último antepasado común presenta los caracteres típicos de un homínido con una morfología muy generalizada. Esto permite plantear el modelo orangután o el modelo multígrado como potenciales modelos locomotores para ese último antepasado común *Pan/Homo*, caracterizándose por un patrón locomotor arbóreo generalizado con un amplio espectro de locomociones pronógradas y ortógradas, donde se incluiría algún tipo de de escalada vertical y suspensión.

VIII.3 Abstract

The study of the origin of bipedalism and the reconstruction of the *Pan / Homo* last common ancestor morphology has been a widely studied topic for which a large number of models have been proposed, currently the chimpanzee, orangutan, and generalized arboreal or multigrade models are the more studied. In this research, reconstruct the anatomy of the *Pan / Homo* last common ancestor through the upper limb has been the main aim. For this 3D geometric morphometry techniques have been employed in a broad comparative context, which includes different specimens of the Cercopithecidae and Hominidae families, together with different fossil hominins. For this, a comparative anatomy analysis of these families is carried out, and large anatomical differences have been observed, which are associated to different locomotor patterns. Secondly, the anatomy of the humerus, ulna and radius of the family Hominidae is analyzed, where a great anatomical differences are observed, which are related with the specializations associated with the different patterns of locomotion in the great apes and to manipulative and transport tasks in anatomical modern humans. With the results obtained in these analyzes, together with the anatomical reconstruction of the upper limb of the *Pan / Homo* last common ancestor obtained with the "square-change parsimony" method, here it is proposed that this last common ancestor presents the typical homonoid features with a very generalized morphology. This allows to propose the orangutan or multigrade models as potential locomotor models for the *Pan / Homo* last common ancestor, characterized by a generalized arboreal locomotor pattern with a broad spectrum of pronograde or orthograde locomotions, including some vertical climbing and suspension.

VIII. 2 Introduction

The Order Primates has a great variety of shapes and sizes with many different locomotor repertoires, giving rise to a great debate about the taxonomic classifications within this order, with numerous proposed classifications based on morphological features (Simpson, 1945; 1963; Goodman, 1962; Zuckerkandl, 1963; Aiello, 1986; Fleagle, 1988; Simons and Rasmussen, 1989; among others) or molecular affinities (Sibley and Ahlquist, 1984; Holmquist et al., 1988; Ueda et al., 1988; Goodman et al., 1989; 1990; Koop et al., 1989; Bailey et al., 1992; Li et al., 1996; among others). Currently the classification of the Order Primates defined by Goodman et al. (1990) through molecular techniques is the most widely accepted by the scientific community.

Within the Order Primates, the superfamily Hominoidea has been extensively studied and their study has brought about many interpretations of the origin and evolution of anatomically modern humans (AMH). Different species of this superfamily have been used as a reference model to try to infer the origin of bipedalism and the anatomy of the *Pan / Homo* last common ancestor (LCA) (Martin, 1986; Andrews and Martin, 1987; Gebo, 1996; Richmond et al., 2001; Richmond and Jungers, 2008; McCollum et al., 2010; Almécija et al., 2013; Young et al., 2015; among others), which has long been, and remains among the most controversial issues in human evolution.

In recent years it has been observed that extant hominoids have very derived morphologies associated with specialized locomotor patterns, so these taxa would not have a similar morphology to the LCA. For this reason, more recently, other groups of primates have been included in attempts to reconstruct the morphology of the LCA. These studies were performed in different anatomical regions such as the trunk and

forelimb (Larson, 1998), hands (Almécija et al., 2015), femur (Almécija et al., 2013), pelvis (Machnicki et al., 2016) and scapula (Young et al., 2015).

Since the early twentieth century different hypotheses about the anatomy of the LCA have been proposed, which are grouped into four main models: the brachiator model as proposed by Keith (1923); the chimpanzee model proposed by Washburn (1963) and put forward subsequent to the first results of molecular analyses demonstrating how close *H. sapiens* and *Pan* are phylogenetically; vertical climbing model proposed by Prost (1980) and further elaborated by Fleagle et al. (1981); and finally the ancestral orthograde model of Stern (1975) based on Tuttle (1965). Of these models, the chimpanzee model, orangutan model and the generalized arboreal model are the three currently debated.

The chimpanzee model has been defended by Gebo (1996), Richmond et al. (2001), Wrangham and Pilbeam (2001), and Young et al. (2015). This model suggests that the *Pan / Homo* LCA had morphology and locomotor patterns similar to the chimpanzee. This model is proposed for two main reasons. First, it follows the phylogenetic proximity between AMH and chimpanzees, implying that they shared a common morphology before their divergence ca. 5-7Ma ago. Second, because *Pan* and *Gorilla* share the same form of terrestrial locomotion (knuckle-walking), and from a phylogenetic perspective they are the closest primates to AMH, parsimony would dictate that the LCA shared the same mode of locomotion. Thus, it is suggested that bipedalism evolved from a locomotor mode like that of the chimpanzee, i.e., characterized by knuckle-walking along with suspension and vertical climbing.

The orangutan model has been defended by Crompton et al. (2008), Thorpe and Crompton (2006) and Thorpe et al. (2007). This model proposes that bipedalism should

emerge in an arboreal context, and is supported by several studies of environmental reconstruction associated with *Ardipithecus ramidus* (4.4Ma) (White et al., 2009; for further discussion, see Cerling et al., 2014; Domínguez-Rodrigo, 2014); *Australopithecus anamensis* (4Ma) (Ward et al., 1999) and *Au. afarensis* (2.6 Ma) (Kovarovic and Andrews, 2007), where it becomes clear that the first hominids occupied woodland environments. Furthermore, this model is based on the wide range of locomotion of orangutans, one of them is the hand- assisted bipedalism, in which orangutans perform an extension of the hind limb very similar to AMH. Therefore, a similar pattern to orangutan locomotion would be a good approximation to reconstruct the early stages of bipedalism.

Finally, the generalized arboreal model has been proposed by Lovejoy et al. (2009) after the discovery of *Ar. ramidus* (4.4 Ma, Ethiopia). This finding provides the first fossil evidence of a nearly complete body approaching (both temporally and anatomically) the *Pan/Homo* LCA. This model suggests that the anatomy of the LCA could be that of an ape with an orthograde body plan, with high shoulder mobility and the full extension of the elbow joint. White et al. (2015) propose a multigrade locomotor pattern, because it has been considered that *Ar. Ramidus* could move with a multiple grasps-on-branches with both hands and feet, ometimes arboreally orthograde or pronograde, as well as a versatile and paused clamberig.

Current studies on different anatomical regions such as the hands (Almécija et al., 2015), femur (Almécija et al., 2013) or pelvis (Machnicki et al., 2016) support a generalized arboreal model, while the comparative analysis of the scapula (Young et al., 2015) supports the chimpanzee model.

The forelimb is one of the most studied anatomical regions because it participates actively in the different locomotor patterns of primates and almost exclusively on manipulation in the genus *Homo*. Different comparative anatomical studies carried out on the forelimb have shown that there are large morphological differences within the superfamily Hominoidea (Larson, 1998; Aiello et al., 1999; Richmond et al., 2001; McHenry et al., 2007; Holliday and Friedl, 2013; among others). Traditionally, these morphological differences have been associated with different modes of locomotion of this superfamily, such as brachiation, exclusive to the Hylobatidae (Trevor, 1963; Ankel-Simons, 2007); knuckle-walking of the African great apes (Fleagle, 1988; Aiello and Dean, 1990; Demes et al., 1994; Gebo, 2010); bipedalism of *H. sapiens*, which does not typically use this limb for locomotion (Gebo, 2010), and orangutans, who perform mainly quadrumanous climbing, forelimb suspension and arm-assisted bipedalism (Thorpe and Crompton, 2006; Manduelli et al., 2011).

Despite the great diversity of locomotive adaptations of current hominids, they present a set of common morphological features in the chest, shoulder girdle and forelimb (Larson, 1998) that could be retentions from the LCA. From these common features Larson (1998) suggests that the ancestral hominoid would have had a generalized form of locomotion and would have presented the following morphology: the humeral head would have been large and rounded, the humerus would have had a marked humeral torsion with a narrow bicipital groove and low insertion of the deltoid muscle, and finally, the trochlea would have had well-defined lateral and medial ridges and a deep olecranon fossa. The ulna would have been characterized by a small olecranon process and a large coronoid process, with a segmented wide and anteriorly-oriented trochlear notch; the radial notch would have been deep, the shaft robust and

curved, and the styloid process reduced. The radius would have been characterized by a more extensive distal radioulnar joint, a rounded radial head (as with the ulna) and a reduced styloid process. The possible presence of anatomical plesiomorphic retentions in extant hominoids supports the existence of a phylogenetic signal in the morphology of this limb.

Furthermore, in a 3D geometric morphometric (3DGM) study of humeral anatomy in the superfamily *Hominoidea*, it was observed that the anatomical differences of the humerus seem to show a strong phylogenetic signal (Holliday and Friedl, 2013). Specifically, *Hylobates* is located as the farthest of the sample, followed by *Pongo*, and finally the group composed of *Gorilla* / *Pan* / *Homo*. This apparent phylogenetic relationship could be due to differences in locomotor patterns. This result makes us ask whether the different morphologies of the forelimb in hominoids are due to either 1) the retention of anatomical features, which were present in an ancestral hominoid and changed gradually in different species, and thus could indicate a phylogenetic signal, or 2) whether these different morphologies are due to the different specializations associated with locomotion.

Here we study the anatomy of the forelimb (humerus, ulna and radius) by 3DGM techniques in a broad comparative context, which includes different specimens of both families, *Cercopithecidae* and *Hominidae*. In addition, the inclusion of fossil hominids in the study will increase knowledge about the evolution of this limb. For this purpose the following hypotheses are raised: first we propose that a number of morphological differences in the forelimb exist between the *Cercopithecidae* and *Hominidae*, and we will attempt to define more specific characters of each of these taxa. Second, we wish to test whether forearm anatomical differences in the sample of extant primates is due to the retention of features from a common ancestor, or rather are due to

specific locomotor adaptations within each group; i.e., we are testing whether the anatomical differences in the forelimb are primarily explained by phylogenetic structure. Additionally, when different fossil specimens of *Australopithecus*, *Paranthropus* and *H. ergaster* are included in the study, we expect that the morphological differences among these taxa are also due to the phylogenetic data structure. Finally, based on these results we will try to infer the forelimb anatomy of the LCA *Pan/Homo*.

VIII.3 Material

The sample used in this study consists of 403 humeri (H), 370 ulnae (U) and 355 radii (R), corresponding to different species with different modes of locomotion (Table 13), all adults and known sex. The remains belong to the collection of the Group of Paleoanthropology at the National Museum of Natural Sciences (MNCN-CSIC; Madrid, Spain); the Anatomical Museum of the University of Valladolid (UVa, Valladolid, Spain) and the Powell-Cotton Museum (PCM; Birchingston, England).

Table 13. Sample of current the primates.

| Species | Number of individuals | Number of remains | Individual origin | Locomotor pattern |
|--------------------------------|-----------------------|-------------------|---------------------|----------------------|
| <i>Homo sapiens</i> | 108 | 189 H/156 U/142 R | UVa (82)/ MNCN (26) | Bipedalism |
| <i>Pan troglodytes</i> | 26 | 52 H/52 U/52 R | UVa (10)/PCM(16) | Knuckle-walking |
| <i>Gorilla gorilla</i> | 26 | 52 H/52 U/52 R | UVa (2)/PCM(24) | |
| <i>Papio hamadryas</i> | 9 | 18 H/18 U/18 R | UVa (8)/PCM(1) | Quadrupedalism |
| <i>Papio anubis</i> | 4 | 8 H/8 U/8 R | UVa (2)/PCM(2) | |
| <i>Papio neumani</i> | 1 | 2 H/ 2 U/ 2 R | PCM(1) | |
| <i>Mandrillus sphinx</i> | 2 | 4 H/ 4 U/4 R | UVa (2) | |
| <i>Mandrillus leucophaeus</i> | 2 | 4 H/ 4 U/4 R | PCM(2) | |
| <i>Mandrillus maimon</i> | 1 | 2 H/ 2 U/ 2 R | PCM(1) | |
| <i>Macaca nigra</i> | 1 | 2 H/ 2 U/ 2 R | UVa (1) | |
| <i>Macaca silenus</i> | 1 | 2 H/ 2 U/ 2 R | UVa (1) | |
| <i>Macaca fuscata</i> | 2 | 4 H/ 4 U/4 R | UVa (2) | |
| <i>Cercopithecus nictitans</i> | 10 | 20 H/20 U/20 R | PCM(10) | |
| <i>Cercocebus albigena</i> | 10 | 20 H/20 U/20 R | PCM(10) | Quadrumanus climbing |
| <i>Colobus satanas</i> | 2 | 4 H/ 4 U/4 R | PCM(2) | |
| <i>Colobus guereza</i> | 7 | 14 H/14 U/14 R | PCM(7) | |
| <i>Pongo pygmaeus</i> | 3 | 6 H/ 6 U/5 R | UVa (2)/MNCN (1) | |

H: humerus; U: ulna; R: radius

The fossil comparative sample (Table 14) is formed by high-quality replicas corresponding to the species *H. ergaster*, *P. boisei*, *Au. africanus*, *Au. afarensis*, and *Au. anamensis* belonging to the Group of Paleoanthropology (MNCN-CSIC).

Table 14. List of fossil specimens included in the study.

| Species | Fossil | Anatomical region | References |
|---------------------------------------|--------------|--|------------------------|
| <i>H. ergaster</i> | KNM-WT 15000 | Humeral distal region | Brown et al., 1985 |
| Early <i>Homo</i> | KNM-BK 66 | Ulnar proximal region | Solan and Day, 1992 |
| <i>P. boisei</i> or <i>H. habilis</i> | KNM-ER 739 | Humeral distal region | Leakey, 1971 |
| <i>P. boisei</i> | OH 36 | Ulnar proximal region | Aiello et al., 1999 |
| <i>Au. Africanus</i> | STW 431 | Humeral distal region | Toussaint et al., 2003 |
| <i>Au. Afarensis</i> | A.L.288-1 | Radial proximal region Complete left humerus Proximal and distal region of the right radius and distal region of the left radius | Johanson et al., 1982 |
| <i>Au. anamensis</i> | KNM-KP 271 | Proximal left ulna and distal right ulna Humeral distal region | Ward et al., 2001 |

VIII.4 Metodology

The methodology employed in this study is 3D geometric morphometric analysis based on landmarks (lm) configuration. The humerus and ulna have been defined by 43 landmarks (Tables 1, 2) and the radius by 41 (Table 3). All landmarks have been selected to accurately describe the shape of the forelimb in the different species, being homologous in all groups.

Landmark data were collected with a MicroScribe 3D digitizer in the original specimens and in the replicas. The intra-observer error was assessed by measuring each bone five times, and then was compared with the other five elements via Procrustes distances. In all cases, the largest Procrustes distance between repetitions (humerus: 0.038; ulna: 0.027; radius: 0.031) was less than the smallest Procrustes distance between the other measures (humerus: 0.049; ulna: 0.038; radius: 0.049). With these values, the intra-observer error is acceptable.

To perform the analysis, a Procrustes superimposition of the different configurations of landmarks (Bookstein, 1991; O'Higgins 2000; Slice, 2007; Mitteroecker and Gunz, 2009) is carried out through the processes of translation, scaling, rotation and reflection using the MorphoJ software package (Klingenberg, 2011). This procedure removes the size component to study the shape independently.

For exploring the sample variability within and between different groups, a series of Procrustes distances for shape space Principal Component Analysis (PCA) was performed (MorphoJ; Klingenberg, 2011). To improve visualization of the variation patterns, the ends of the principal components (PC) are shown by wireframes taken from the program Morphologika2 v2.5 (O'Higgins and Jones, 2006).

With the aim of detecting a possible phylogenetic signal in our morphometric data, we followed the multivariate analysis of mapping onto the phylogeny of Klingenberg and Gidaszewski (2008). With this method we try to define a phylogenetic pattern on the shape space obtained in the principal component analysis, moreover we do an estimation of reconstruction of the *Pan / Homo* LCA by the squared-change parsimony method (Maddison, 1991). To test the phylogenetic signal a null hypothesis of complete absence of phylogenetic structure among taxa is proposed. To assign the degree of phylogenetic signal, we used a permutation test (N=10,000) through MorphoJ software, where mean shape configurations of the different taxa are randomly distributed between the tips of the previously established phylogeny. For each permutation, tree length (the sum of the squared Procrustes distances between an ancestral shape and its descendant shape for all branches) was computed; if the length of the resulting tree was lower than or equal to the tree length with the original data, the null hypothesis of absence of phylogeny was rejected. The presence of a phylogenetic

signal for morphometric data would indicate that the closest taxa have a more similar morphology than the more distant taxa, while the absence of phylogenetic signal would indicate that other factors can affect forearm morphology, such as homoplasies and functional or environmental factors (Klingenberg and Gidaszewski, 2008).

To investigate the possible presence of a phylogenetic signal we propose three phylogenies in which the *Hominidae* family has different groupings. First, we propose the classification by Simpson (1963), which groups African apes with orangutans, leaving the AMH in an independent branch: ((Cercopithecinae, Colobinae), ((*Pongo*, (*Gorilla*, *Pan*)), *Homo*)). The second classification was presented by Goodman (1962), in which the African apes share a common ancestor with AMH: ((Cercopithecinae, Colobinae), (*Pongo*, ((*Gorilla*, *Pan*), *Homo*))). Finally, the phylogeny proposed by Goodman et al. (1990) using molecular techniques, where *Pan* and *Homo* share a common ancestor: ((Cercopithecinae, Colobinae), (*Pongo*, (*Gorilla*, (*Pan*, *Homo*))))).

Each phylogenetic tree is superimposed onto the shape space obtained from the PCA, with internal ancestral nodes positioned according to the optimization squared-change parsimony (Maddison, 1991). With this methodology, we obtained a phylomorphospace that allows exploration of the changes produced in the forearm anatomy (Klingenberg and Gidaszewski, 2010; Brusatte et al., 2012; Amécija et al., 2013; Klingenberg and Marugán-Lobón, 2013; Outomuro et al., 2013).

Finally, to include fossil specimens in the study, we performed the same analysis with the proximal and distal regions of each bone (in Table 14 anatomical regions included in the analysis are specified). The cluster is used in this case: ((Cercopithecinae, Colobinae), (*Pongo*, (*Gorilla*, (*Pan*, (*Australopithecus*, (*Paranthropus*, (*H. ergaster*, *H. sapiens*))))))).

VIII.5 Results

VIII.5.1 Comparative anatomy between Cercopithecidae and Hominidae

In all elements large differences between Cercopithecidae and Hominidae are observed. Within the family Cercopithecidae no separation is seen among its species, however in the Hominidae there are different groupings – *Homo* is separated of the rest of the sample, *Pan* and *Gorilla* show a small separation in humerus and ulna, while *Pongo* overlaps with different groups.

In the humerus (Fig. 40A) the first principal component (PC1) explains 42.51% of the variability and separates the Cercopithecidae from the Hominidae, and within the Hominidae, the *Gorilla* sample shows the highest values for this component. The features that define this PC are a higher humeral torsion, greater relative width of the trochlea and greater projection of epicondyles in hominids. PC2 (15.44%) separates AMH from the African apes with orangutans in an intermediate position; this PC is defined by a greater relative width of the both epiphyses in apes.

For the ulna (Fig. 40B), PC1 (19.38%) separates the Cercopithecidae from *Homo*, with apes in an intermediate position. A greater relative width of the ulna, smaller olecranon process and proximal trochlear notch orientation are the features that define this PC in the genus *Homo*. PC2 (18.50%) separates the great apes from the rest of the sample; the higher shaft curvature in apes is the feature that defines them.

Finally, PC1 (36.38%) of the radius (Fig. 40C) separates the AMH from the rest of the sample; *Homo* is characterized by a lower shaft curvature and an anteromedial orientation of the radial tubercle. PC2 (12.05%) separates Cercopithecidae from the

African apes with orangutans in an intermediate position. This PC is characterized by a greater width of the radial ends and a more marked mediolateral shaft curvature in apes.

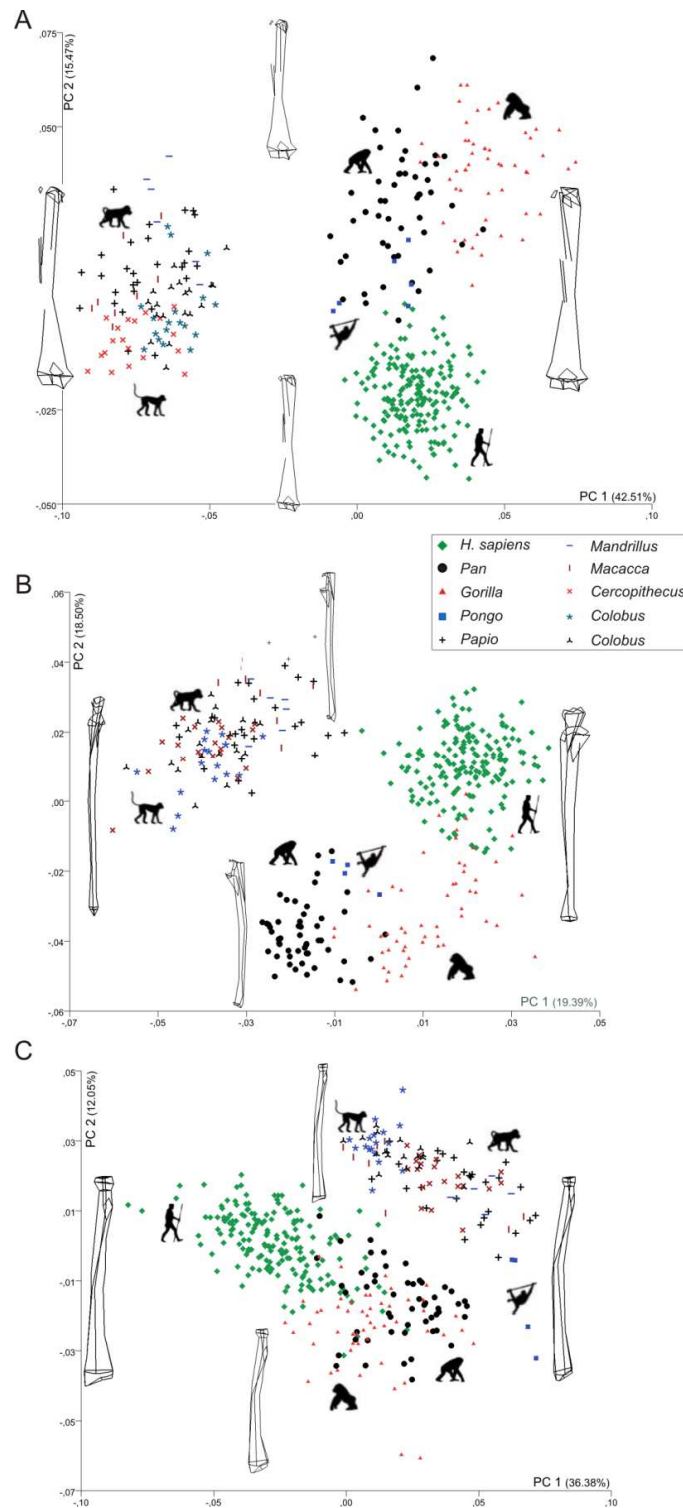


Figure 40. PC1-PC2 scatterplot of the A) humerus, B) ulna and C) radius with the complete sample of extant primates. Wireframes illustrate the variation of each PC.

VIII.5.2 Phylogenetic signal analysis in extant primates

The permutation tests to check whether the morphometric data follow a phylogenetic signal are shown in Table 15. The humerus shows a phylogenetic signal for the three phylogenies raised in the study, the ulna does for phylogenies that have *Pan* and *Gorilla* as sister taxa (Simpson, 1963 and Goodman, 1962) and the radius does not show phylogenetic signal for any of the analyses performed.

In view of these different results depending on the element analyzed, we ask if there is phylogenetic signal within the family Hominidae. In this case the results indicate absence of phylogenetic structure in the forelimb.

Table 15. Results of the phylogenetic signal analysis of each of the anatomical elements studied applying the three phylogenies proposed

| | Humerus | | | Ulna | | | Radius | | |
|------------|-------------|--------------------|-------------|-------------|--------------------|-------------|-------------|--------------------|-------------|
| | Tree lenght | Procrustes P-value | PCA P-value | Tree lenght | Procrustes P-value | PCA P-value | Tree lenght | Procrustes P-value | PCA P-value |
| Simpson 63 | 0.007 | 0.011 | 0.012 | 0.006 | <0.0001 | <0.0001 | 0.005 | 0.132 | 0.128 |
| Goodman 62 | 0.007 | 0.005 | 0.006 | 0.006 | 0.011 | 0.016 | 0.005 | 0.086 | 0.081 |
| Goodman 90 | 0.008 | 0.031 | 0.027 | 0.006 | 0.065 | 0.064 | 0.005 | 0.098 | 0.098 |

VIII.5.3 Phylogenetic signal analysis with the fossil sample

Permutation tests in the proximal and distal regions of different bones, with the inclusion of fossil hominins indicates the presence of a phylogenetic signal in all analyses except for the proximal radius. Furthermore, the same analysis with the family Hominidae has been performed to check whether the morphometric data of this family have a phylogenetic signal. In this case all results indicate the absence of phylogenetic structure.

In PC1-PC2 (25.57%) scatterplots we can see that the PC1 of the proximal humerus (Fig. 41A) shows a clear separation between *H. sapiens* and *Australopithecus* vs. the rest of the sample. In the distal humerus (Fig. 41B) two groups are observed along PC1 (49.66%), on the one hand *H. sapiens*, *H. ergaster* and *Australopithecus* group together, apart from the other hominids and *Paranthropus*, positioning the latter taxon among the chimpanzees, while PC2 (5.65%) separates *Gorilla* and *Pongo* from the rest of the sample. With regard to the proximal ulna (Fig. 41C), PC1 (30.16%) separates *Gorilla* from *H. sapiens* and *Pongo*, with fossil specimens and chimpanzees in an intermediate position, while PC2 (9.69%) separates *Pan*, *Au. afarensis* and *P. robustus* from the others hominids with *H. sapiens* and *H. ergaster* in intermediate position. The distal ulna (Fig. 41D) in PC1 (20.47%) shows a clear separation of *H. sapiens* and *Australopithecus* from the rest of the sample. In the radius (Fig. 41E, F), both regions have a similar distribution where PC1(34.64% in proximal region and 32.49% in distal) separates *H. sapiens* from the rest of the sample, with *Australopithecus* within the range of variability of hominids.

VIII.5.4 Reconstruction of the *Pan/Homo* LCA

The squared-change parsimony method allows us to estimate a reconstruction of the anatomy of the forelimb of the *Pan/Homo* LCA. This reconstruction is located in the intermediate regions of the PC1-PC2 (Figs. 41-42) scatterplot and shows the typical hominoid morphology, in which the humerus (Fig. 43) presents a rounded head positioned laterally and projecting from the tubercles, with a wide bicipital groove, a flattened distal humeral region, with both epicondyles showing marked projection, and with wide distodorsal pillars (especially the lateral one), and the trochlea showing two well-defined regions. The ulna (Fig. 44) is characterized by a wide and small olecranon process, a wide coronoid process with a small anteroposterior diameter, and a wide,

anteriorly-oriented trochlear notch. The shaft is curved and the styloid process is reduced. Finally, radius (Fig. 45) is characterized by a rounded head, medial orientation of the radial tubercle, short neck and reduced styloid process.

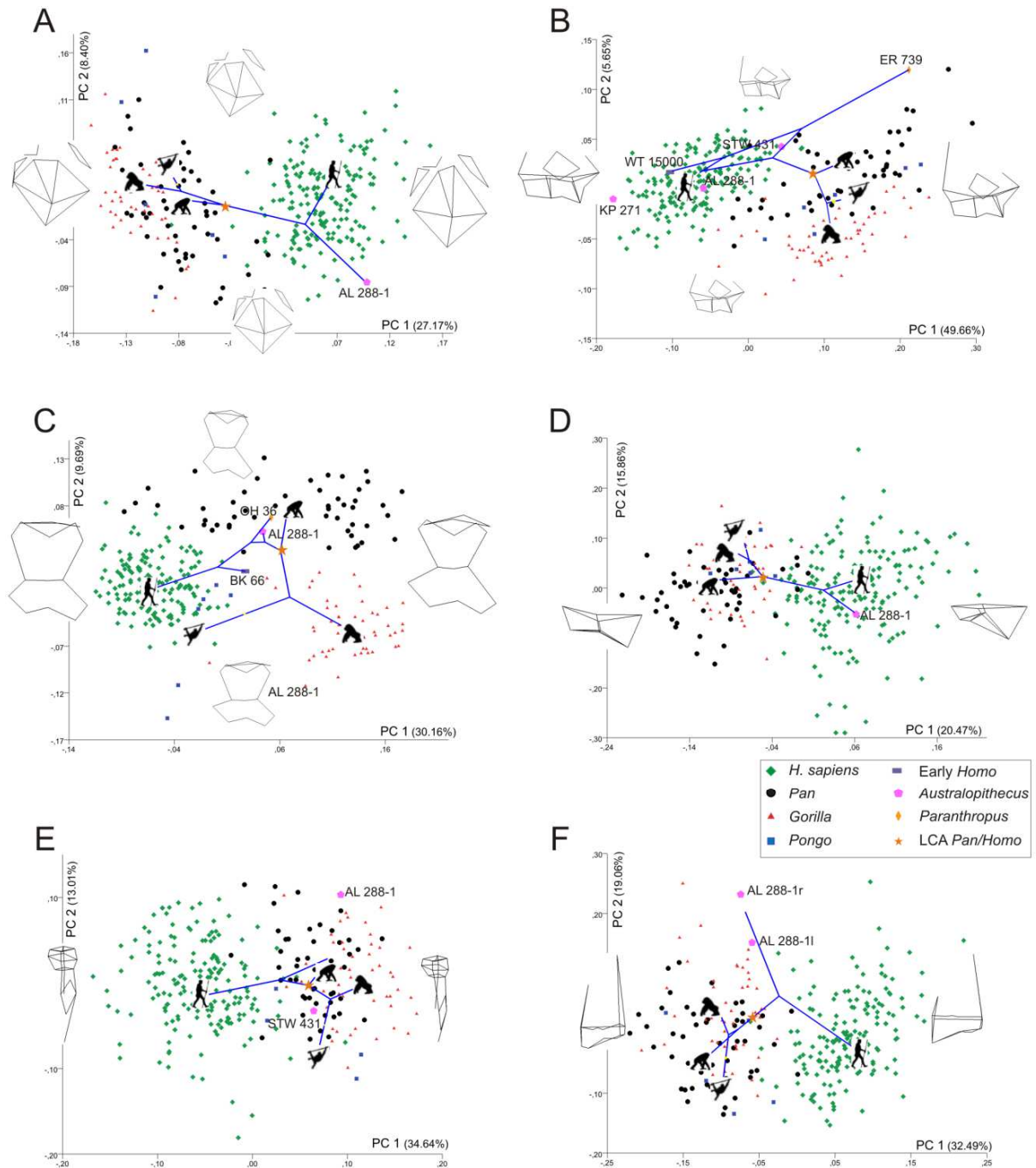


Figure 41. PC1-PC2 scatterplot of the A) proximal humerus, B) distal humerus, C) proximal ulna, D) distal ulna, E) proximal radius and F) distal radius with the family Hominidae and the hominin fossils. The phylogenetic tree is projected onto each scatterplot, with the LCA *Pan/Homo* position highlighted. Wireframes illustrate the variation of each PC.

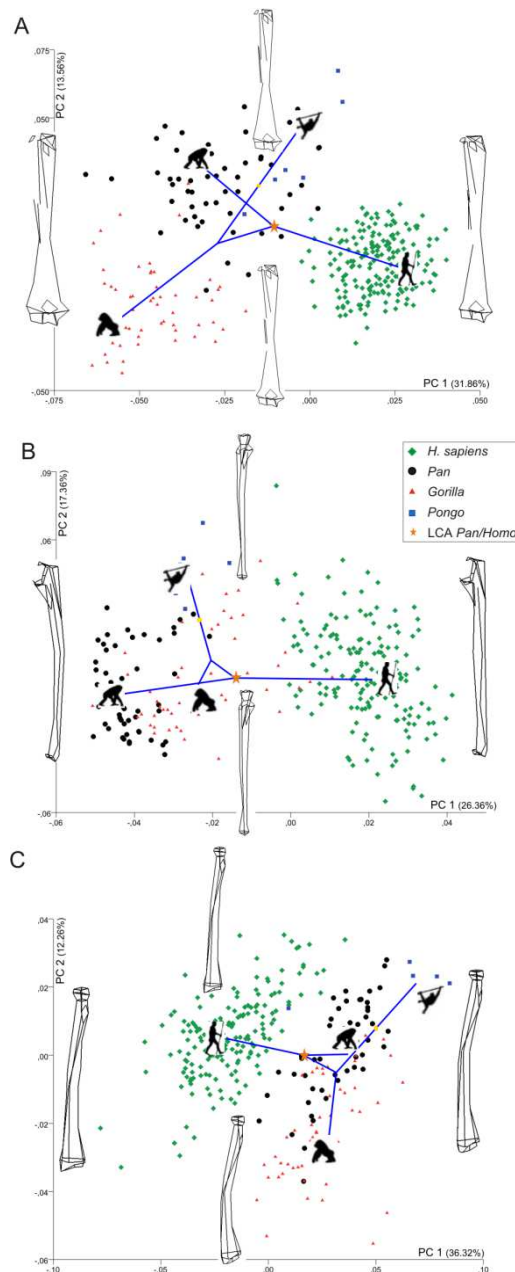


Figure 42. PC1-PC2 scatterplot of the A) humerus, B) ulna and C) radius with the family Hominidae. The phylogenetic tree is projected onto each scatterplot, with the LCA *Pan/Homo* position highlighted. Wireframes illustrate the variation of each PC.

VIII.6 Discussion

VIII.6.1 Comparative anatomy between Cercopithecidae and Hominidae

In the PC1-PC2 scatterplots a clear separation between the Cercopithecidae and Hominidae is observed (Figure 40), implying large morphological differences between

these two families. These differences can be explained by body plan or the different modes of locomotion.

The group formed by the Cercopithecidae consists of 6 genera and 12 different species (Table 13), all mainly quadrupeds, with different degrees of arboreality, where are included different groups like the *Papio*, that are predominantly terrestrial quadrupeds, and the *Colobus*, that live mainly in the canopy tree. Despite of the different degree of arboreality, in this work the morphological differences between these species are not observed; this could indicate that the forelimb in Cercopithecidae is a stable structure adapted to the quadruped mode of locomotion, regardless of the arboreality degree and/or to the pronograde body plan, that implies a mediolaterally flattened and dorsoventrally wide thorax, with the scapulae placed in a lateral position and a anterior shoulder joint (Aiello and Dean, 1990; Gebo, 2010).

In contrast, the Hominidae are a group consisting of 4 different species, all with an orthograde body plan, that implies the presence of a dorsoventrally flattened and mediolaterally wide thorax, with the scapulae placed in a dorsal position and a lateralized shoulder joint (Aiello and Dean, 1990; Gebo, 2010); and which have different types of locomotor patterns (Table 13). In general, all the analyzes carried out show these species are well separated in the morphospace, so it could be because the forelimb presents some specialized features.

Of the three anatomical elements studied, the humerus presents the greatest differences between these two families. This may be due to the fact that this bone reflects the differences in locomotor patterns (quadruped vs non-quadruped) together with the differences in the body plan (pronograde vs orthograde). The orientation of the

proximal region of the humerus varies depending on the position of the scapula to form the shoulder joint maintaining the orientation of the elbow joint.

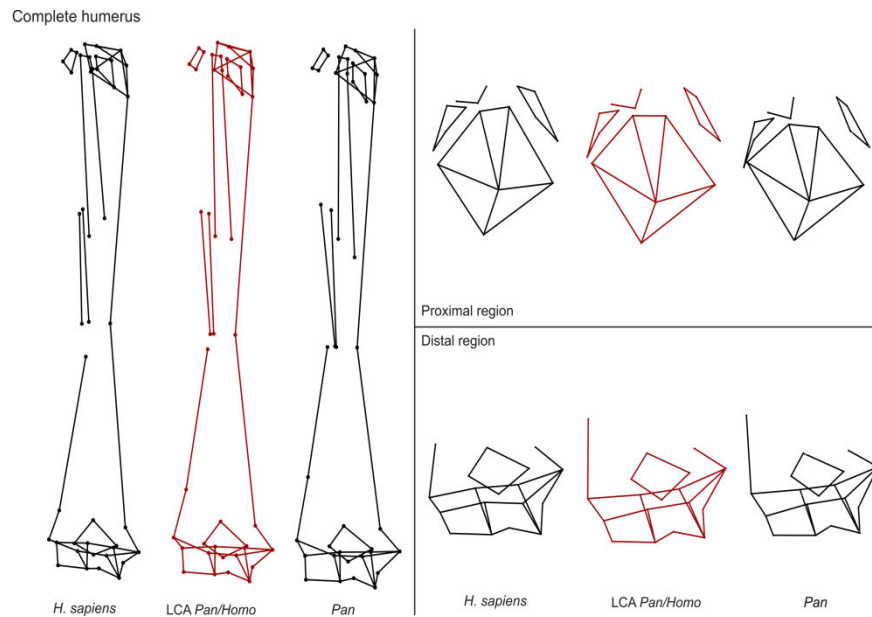


Figure 43. Wireframes illustration of the mean shape of the complete humerus and its proximal and distal regions of *H. sapiens*, *Pan* and the LCA *Pan/Homo* reconstruction.

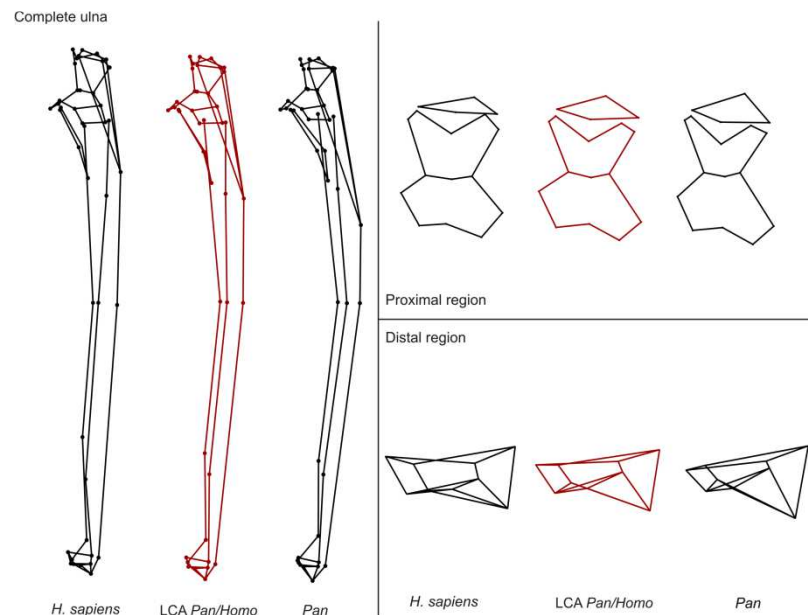


Figure 44. Wireframes illustration of the mean shape of the complete ulna and its proximal and distal regions of *H. sapiens*, *Pan* and the LCA *Pan/Homo* reconstruction.

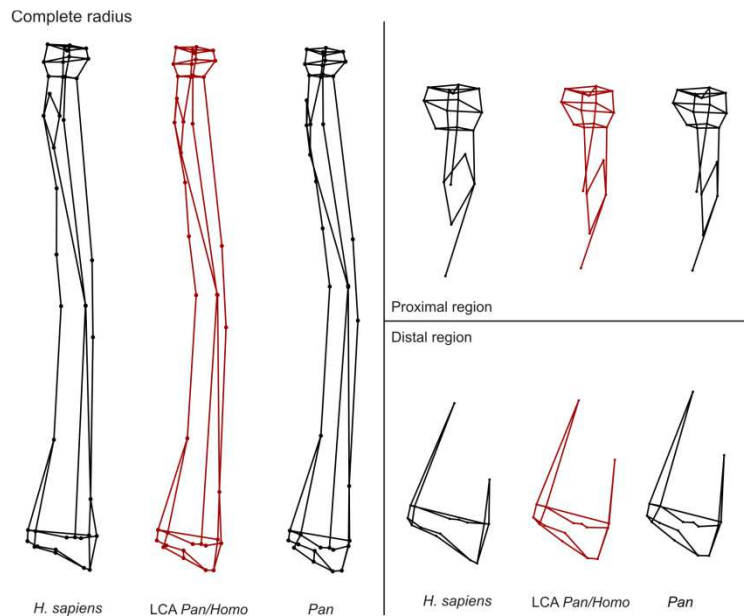


Figure 45. Wireframes illustration of the mean shape of the complete radius and its proximal and distal regions of *H. sapiens*, *Pan* and the LCA *Pan/Homo* reconstruction.

VIII.6.2 Phylogenetic signal analysis

For the different phylogenetic signal analyses performed with the full sample (with complete bones, and its proximal and distal regions) the existence of phylogenetic signal is observed in most cases. These results could indicate the presence of this signal at the family level (Hominidae vs Cercopithecidae). However, when we exclusively analyzed the family Hominidae the phylogenetic signal disappears, so that the anatomical differences observed in this family are not due to the retention of primitive features associated with an ancestral hominoid, if not are due to other factors like specializations to different locomotor patterns. These results would be expected because the postcranial skeleton, especially limbs, have large functional specializations subject to strong selective pressures (Holliday and Friedl, 2013).

The family Hominidae analysis shows that in all analyses there is a clear separation of *H. sapiens* from the rest of the sample, which could be related to the use of the forelimb for manipulation and not for locomotion. Furthermore, in the humerus and

ulna a separation between *Pan* and *Gorilla* is observed; this separation could be explained by differences in knuckle-walking among these groups, as the gorilla walks by supporting its weight on the intermediate phalanges of fingers II to V, with the elbow in hyperextension, the forearm in full pronation and the hand in a neutral columnar posture, while the chimpanzee primarily supports its weight on fingers II and III, the elbow does not perform the full hyperextension, the forearm pronation degree varies and the wrist has an extended posture (Tuttle, 1967; 1969 a,b; 1970; Inouye, 1994; Kivell and Schmitt, 2009). It must also be noted that the chimpanzee has a higher degree of arboreal behavior than the gorilla (Hunt 1991; Doran, 1993; Kivell and Schmitt, 2009). These differences in their mode of locomotion have been explained by the difference in weight between them (Inouye, 1994), by a different ontogenetic development (Inouye, 1992; Dainton y Macho, 1999) or by a different (homoplastic) origin of this locomotor mode (Kivell and Schmitt, 2009). Finally, orangutans are located in an intermediate position and they overlap with other species, mainly chimpanzees due to both species are the most arboreal; this distribution in morphospace could be explained by a more generalized locomotor pattern. Classically, orangutan locomotion has been described as suspensory, but recent studies show that this locomotion is used mainly in the terminal branches (Manduell et al., 2011), Thorpe y Crompton (2006) have observed that the positional behaviours in orangutans is a continuum with a wide spectrum of positional forms with different pronograde or orthograde positions.

When fossil hominins are included, different morphological affinities are observed depending on the anatomic region under study. In the proximal region of the humerus *Au. afarensis* is located within the *H. sapiens* scatter, with a humeral head morphology similar to AMH; the distal region indicates that australopith specimens are

highly variable, but all of them overlap the *H. sapiens* dispersion and with *H. ergaster*. However, the position of KNM-ER-739 (*P. robustus* or *H. habilis*) is noteworthy in that it is located at one end of chimpanzee variability; due to its robustness and morphology as previously it is seen (McHenry and Coruccini, 1975; Senut and Tardieu, 1985; Lague and Jungers, 1996; Bacon, 2000; Rosas et al., 2015).

In the proximal region of the ulna three groups are observed in morphospace: *H. sapiens* with *Pongo*, while on the other side *Gorilla*, and lastly *Pan*. Fossil elements are located in an intermediate position. The character that defines this separation is trochlear notch orientation where orangutans, AMH and gorilla have a more proximal orientation than chimpanzee and hominins fossils as previously reported Aiello et al. (1999) or Drapeau (2004). The separation between *Pan* and *Gorilla* appears much more pronounced than in the distal humerus; these differences could be due to a different capacity of elbow hyperextension together with a more terrestrial locomotion (Drapeau, 2004). However, the distal ulnar region of *Au. afarensis* overlaps with *H. sapiens* and away from the other hominid forms. Finally, the radius shows that australopith forms are grouped within the distribution of hominids, as the great apes and the first hominins present a medial orientation of the radial tubercle, a greater length of the radial neck and a greater lateral curvature of the diaphysis (Aiello and Dean, 1990).

Following the above, we propose three blocks of evolutionary change: first the proximal humerus and distal ulna, where there is a clear separation between hominins (*H. sapiens* and *Australopithecus*) and the great apes, such that the LCA would have an intermediate morphology. Second, the radius separates *H. sapiens* from the rest of the sample; this bone has a highly conserved structure, as great apes and *Australopithecus* have a similar morphology, so we expect that the LCA would have a pre-*Homo*

morphology. Finally, the distal humerus and proximal ulna, which form the elbow joint, show more complex morphological affinities, but we propose that the LCA morphology would be similar to *Australopithecus* and early *Homo* in the proximal ulna and more similar to chimpanzee in distal humerus. With this we propose a mosaic evolutionary model for the forelimb.

VIII.6.2 Reconstruction of the *Pan/Homo* LCA

The reconstruction obtained from the squared-change parsimony method is located in the intermediate regions of the PC1-PC2 scatterplot, in both complete elements and the proximal and distal regions, showing a typical morphology of generalized (non-specialized) hominoid. This reconstruction shows common features with those proposed by Larson (1998) for an ancestral hominoid: a large and rounded humeral head, a narrow bicipital groove and a trochlea bearing well-defined lateral and medial ridges. The ulna is characterized by a small olecranon process and a wide coronoid process, a wide anteriorly-oriented, trochlear notch, and a shaft that is curved with a reduced styloid process. Finally, radius is characterized by a rounded radial head and a reduced styloid process. This morphology has been defined by Larson (1998) as that of an ancestral generalized hominoid that performed vertical climbing and suspension.

In light of the reconstruction obtained in this manuscript, and by the coincidences with the model of Larson, we define an anatomical model and the locomotor pattern for LCA. Previously, we have defined the three current models on the morphology of LCA, these models agree that the LCA would have been an ape with orthograde body plan. The fact that the LCA had an orthograde body plan implies the presence of a dorsoventrally flattened and mediolaterally wide thorax, with the scapulae

placed in a dorsal position and a lateralized shoulder joint (Aiello and Dean, 1990). These features are common in the hominoid group and they are reflected in the arm through humeral torsion (orientation of the humeral head relative to the plane of the distal articular surfaces; Larson, 2007a, b). An orthograde body plan implying a humeral torsion above 90°, as has been observed in hominoids (Larson, 1996; 1998; 2007b), so the LCA could have a humeral torsion similar to the *Australopithecus* or early *Homo* reconstruction, about 110-120 degrees (Larson 1996). This description fits perfectly with the positioning of LCA reconstruction in the humeral scatter plots, where the LCA position is within the dispersion of hominids.

Although the three models share an orthograde body plan, these models have differences in locomotor pattern. The chimpanzee model proposes a more specialized locomotion model, including knuckle-walking along with vertical climbing and suspension (Gebo, 1996; Richmond et al., 2001); the orangutan model argues a broad locomotor spectrum with pronounced and orthogonal postures that encompass vertical climbing and suspension (Thorpe and Crompton, 2006), and the generalized arboreal model or multigrade proposes would argue for a generalized form of locomotion with deliberate climbing involving body postures spanning both “pronogrady” and “orthogrady,” with a previously unknown form of bipedality (White et al., 2015).

On the basis of the reconstruction obtained for the LCA in this research, which agrees with most of the features that raised by Larson (1998) as generalized, together with the ability of all primates to perform vertical climbing (Schmidt, 2011). It would also be expected that the LCA had a similar locomotor pattern to the modern orangutan as describing Thorpe and Crompton (2006), which performs a wide range of pronograde and orthograde arboreal locomotion mainly where vertical climbing and suspension are

included. Besides, hand-assisted bipedalism could be a predecessor of the bipedalism of early hominins (Thorpe et al., 2007).

Regarding the body pattern, the fossil remains closest to the LCA heretofore found are those of *Ar. ramidus*, which is characterized by limb proportions very similar to those of a non-hominoid primate and to *Proconsul*, with the exception of the brachial index where *Ar. ramidus* is within the *Pan* variability together *Proconsul* (Lovejoy et al., 2009). Their hands have a typical morphology of the New Old monkeys (Lovejoy et al., 2009) and very similar to those estimated to the LCA (Almécija et al., 2015). Finally the morphology of the pelvis of this fossil hominin shows a set of traits, some adapted to bipedalism and others to quadrupedalism. Machnicki et al. (2016) have observed that some features of the *Ar. ramidus* pelvis are very similar to those found in the Atelidae primates, and are those characters that would allow these hominins to practice bipedal locomotion within a wide locomotor repertoire. Thus, *Ar. ramidus* would be the best model as body plan for LCA.

CAPÍTULO IX: DISCUSIÓN INTEGRADORA

En esta tesis se estudia la anatomía evolutiva de los elementos óseos del brazo y del antebrazo de los homininos. Para poder estudiar un tema tan amplio, la tesis se ha dividido en tres bloques.

En primer lugar se ha determinado la polaridad de rasgos en húmero, ulna y radio de los homininos, realizando un amplio análisis comparativo entre sus diferentes especies. Para estos análisis se ha tomado como morfología primitiva la presente en los especímenes de *Australopithecus* y *Paranthropus*, la cual es muy similar a la presente en los primeros representantes del género *Homo*. Se ha prestado un especial interés en la comparación *H. sapiens* - *H. neanderthalensis*, donde de manera general, se ha observado una morfología derivada en el húmero y primitiva en la ulna y en el radio de los Neandertales, mientras que un patrón opuesto se ha observado en los humanos modernos.

Seguidamente, se han estudiado los patrones de lateralidad humeral en una población actual de *H. sapiens* y en una muestra de Neandertales, en los que se han observado patrones de lateralidad muy similares, con la excepción de la fosa olecraneana, que ha resultado mostrar patrones opuestos entre los grupos de estudio, por lo que se plantean una serie de patrones comportamentales que pudieran explicar esa diferente lateralidad.

Por último a partir de la comparación de diferentes grupos de primates catarrinos, se ha tratado de reconstruir la anatomía y el patrón locomotor del último antepasado común *Pan/Homo* en base a la extremidad superior. En este caso se propone un modelo locomotor caracterizado por un conjunto de locomociones arbóreas tanto pronógradas como ortógradas.

IX.1 Anatomía evolutiva de la extremidad superior

Tradicionalmente, las diferencias anatómicas detectadas al comparar la morfología de los humanos modernos y los Neandertales han reforzado las suposiciones sobre la exclusividad de los llamados "rasgos Neandertales". La comparación de estos dos grupos humanos con metodologías 3D confirma la hipótesis de que hay una clara diferencia de forma entre ellos. Sin embargo, ampliando el enfoque analítico para incluir a más miembros del género *Homo*, la especificidad de los "rasgos Neandertales" se pone en duda. Dos factores influyen en esto: por un lado, la morfología Neandertal también se ha detectado en los restos de *H. antecessor* (Bermúdez de Castro et al., 2012), lo que corresponde a un tiempo anterior al hipotético último antepasado común de Neandertales y humanos modernos del Pleistoceno Medio (Endicott et al., 2010). Por otro lado, los "caracteres Neandertales" han sido observados en otros especímenes del Pleistoceno Medio y Superior que supuestamente están fuera del linaje Neandertal. Por lo tanto, al menos para algunas características, el uso de "caracteres Neandertales" no sería del todo correcto ya que estos rasgos no son exclusivos de su línea evolutiva.

En conjunto, los huesos del brazo y del antebrazo de los Neandertales presentan una serie de características tradicionalmente identificadas como diagnósticas para este grupo. El húmero Neandertal se define por una fosa olecraneana ancha y profunda con los pilares distodorsales estrechos; la ulna presenta un gran proceso olécranon, un

proceso coronoideo estrecho antero-posteriormente, una orientación anterior de la escotadura troclear y una curvatura medio lateral de la diáfisis; mientras que el radio se caracteriza por una orientación medial de la tuberosidad radial y una mayor longitud del cuello radial y una marcada curvatura medio lateral de la diáfisis en comparación con *H. sapiens* (Arsuaga y Bermúdez de Castro, 1984; Trinkaus y Churchill, 1988; Vandermeersch y Trinkaus, 1995; Churchill et al., 1996; Pearson y Grine, 1997; Carretero et al., 1997; 1999; Yokley y Churchill, 2006; De Groote, 2011; Bermúdez de Castro et al., 2012; Arsuaga et al., 2015; Rodríguez et al., 2016). Los resultados obtenidos en esta tesis confirman la presencia de estos caracteres en todos los Neandertales, empleando tanto morfometría tradicional como morfometría geométrica (Rosas et al., 2015; Pérez-Criado y Rosas, 2017). Además, como se planteaba en la **hipótesis 1**, los especímenes del yacimiento de El Sidrón se localizan dentro de la distribución Neandertal, mostrando todas las características previamente mencionadas, lo cual confirma plenamente su atribución a *H. neanderthalensis* (Rosas et al., 2015; Pérez-Criado y Rosas, 2017)

En un contexto comparativo más amplio, todos los Neandertales con los que se ha trabajado se agrupan en una región concreta y delimitada del morfoespacio, siendo un grupo que presenta una gran dispersión geográfica (desde la Península Ibérica hasta Croacia) y cronológica (160-36 Ky). La distribución de este grupo muestra una menor variabilidad que una única población de *H. sapiens*, lo cual refuerza la noción de la baja variación en este grupo (Castellano et al., 2014). Concretamente, los especímenes correspondientes al yacimiento de El Sidrón, muestran una variabilidad muy baja puesto que son un grupo biológico con estrechos vínculos genéticos entre individuos, de acuerdo con los datos del mtDNA (Lalueza-Fox et al., 2012a), las patologías de

desarrollo dental (Dean et al., 2013) y vertebrales (Ríos et al., 2015), lo cual nos permite aceptar la **hipótesis 2** planteada en esta tesis.

Los resultados de esta tesis refuerzan la idea de que el húmero representa una herramienta útil para la reconstrucción filogenética (Lague y Jungers, 1996; McHenry y Brown, 2008; Lague, 2014). Puesto que, en su conjunto, la forma humeral presenta un patrón morfológico que muestra grandes diferencias en el morfoespacio coincidiendo con los diferentes grupos analizados, con la excepción de los australopitecinos, que muestran un alto grado de dispersión, como también han observado Senut (1980), Aiello y Dean (1990) y McHenry y Brown (2008). De manera general, todos los análisis muestran diferencias consistentes entre los humanos modernos y los Neandertales, con un rango de superposición muy bajo.

Debido a su preservación, el húmero distal es la región de la que se puede extraer mayor información a la hora de caracterizar la polaridad de rasgos. Como propone la **hipótesis 3**, los humanos anatómicamente modernos presentan una fosa olecraneana relativamente pequeña con los pilares distodorsales anchos, igual que el húmero africano KNM WT-15000 (*H. ergaster*), que se posiciona en el centro de la distribución de los humanos modernos en el morfoespacio. Esto implica una morfología primitiva para *H. sapiens*, lo cual está en concordancia con los datos de Bermúdez de Castro et al. (2012) sobre los húmeros de Dmanisi (*H. ergaster/erectus*; 1,9 Ma), que muestran un patrón similar al de los humanos modernos, lo que refuerza esta hipótesis. Sin embargo, en los *Australopithecus* no se ha detectado un patrón común ya que muestran una amplia gama de variación, solapando mayoritariamente con los humanos modernos. A pesar de esta gran variabilidad, su fosa olecraneana es relativamente estrecha con los pilares anchos. Por el contrario, los Neandertales muestran fosas olecraneanas relativamente grandes y pilares distodorsales estrechos, lo cual coincide

con lo observado en los especímenes de la Sima de los Huesos (Carretero et al., 1997) y en *H. antecessor* (Bermúdez de Castro et al., 2012). El área de dispersión que ocupan los Neandertales completamente separada de la de los humanos modernos, indicaría que la morfología Neandertal es el estado apomórfico del carácter.

En este caso, encontramos que el patrón morfológico que reflejan los caracteres Neandertales clásicos es estable y está bien definido, en consecuencia, se puede reconocer una señal filogenética en la morfología del húmero distal, y por ello se ha planteado el modelo de frecuencias basado en la naturaleza polimórfica de los caracteres (Bermúdez de Castro et al., 2012), en el que las diferentes morfologías se toman como "alelos" (Rosas et al., 2015). En este modelo se plantea que la morfología derivada surgió en alguna población pre-*H. antecessor* / post-*H. ergaster* y debió mantener los dos estadios morfológicos en diferentes frecuencias. Las poblaciones europeas de finales del Pleistoceno Inferior habrían heredado en mayor proporción el alelo derivado, llegando a fijarse en las poblaciones Neandertales. Por su parte, en África las poblaciones descendientes de esa población pre-*H. antecessor* / post-*H. ergaster* mantendrían ambos alelos, fijándose en *H. sapiens* el alelo morfológico primitivo. Una hipótesis alternativa a este modelo propone que la condición primitiva encontrada en *H. sapiens* representa una reversión evolutiva, por lo que sería una morfología secundariamente primitiva (McHenry y Brown, 2008; Trinkaus, 2012).

Además de en la región distal, los humanos modernos y los Neandertales presentan diferencias en otras áreas anatómicas del húmero. Los análisis morfométricos presentados en esta tesis revelan que los Neandertales y el Húmero II de la Sima de los Huesos muestran un tubérculo menor grande y proyectado anteriormente (Vandermeersch y Trinkaus, 1995) y una cabeza humeral mediolateralmente expandida dando lugar a una forma oval con un mayor diámetro transversal, coincidiendo con lo

observado por Basabe (1966), Vandermeersch y Trinkaus (1995) y Carretero et al. (1997). Por otro lado, los humanos modernos muestran una forma oval con un mayor diámetro vertical, la cual está presente en *Australopithecus*. Esto sugiere que los humanos modernos presentarían una condición primitiva, mientras que la cabeza humeral mediolateralmente expandida puede ser un carácter derivado del clado *Homo* europeo como propone Carretero et al. (1997). Finalmente, en la diáfisis del húmero, los Neandertales presentan una tuberosidad deltoidea definida por dos crestas, con una morfología cerrada (es decir, "la cresta lateral de la tuberosidad es paralela al eje de la diáfisis y no llega a su borde lateral", Carretero et al (1997: 392)) la cual también fue descrita para la muestra de la Sima de los Huesos. Carretero et al. (1997) plantea que la forma de la tuberosidad deltoidea está relacionada con el ángulo de torsión humeral, de tal manera que una morfología "cerrada" de la tuberosidad deltoidea corresponde a una torsión humeral baja. Los resultados de esta tesis apoyan esta conclusión, a pesar de que Churchill y Smith (2000) no encontraron una correlación significativa entre la torsión humeral y el ancho de la tuberosidad deltoidea. La torsión humeral en los humanos anatómicamente modernos está altamente influenciada por el sexo, la edad y los patrones de actividad física, mostrando una gran variabilidad intra e interpoblacional, con valores entre 135° y 164° (Pieper, 1998; Crockett et al., 2002; Rhodes, 2006; 2007; Shah et al., 2006; Rhodes y Churchill, 2009; Roach et al., 2012). En los neandertales el rango de variación de este carácter es similar al de los humanos modernos, $135,5^{\circ} \pm 6,3^{\circ}$ - $144^{\circ} \pm 4,5^{\circ}$ (Carretero et al., 1997), por lo que al estar este carácter tan influenciado por los patrones de actividad, determinar su polaridad de rasgos es altamente difícil.

En el caso de la ulna, clásicamente se ha argumentado que, de manera general, conserva una estructura primitiva en todos los homínidos con la excepción de las poblaciones anatómicamente modernas (Churchill et al., 1996; Arsuaga et al., 2015), lo

cual ha servido como base para plantear la **hipótesis 4** de esta tesis. En particular, es la región proximal de la ulna la que discrimina claramente entre esos dos grupos, reforzando la utilidad de esta región anatómica para fines de clasificación taxonómica (Churchill et al., 1996; Groves, 1998; Pearson et al., 1998). Para profundizar más en el conocimiento acerca de la región proximal de la ulna, en esta tesis se ha trabajado con la región proximal como un todo (definida por la escotadura troclear completa y el olécranon) y con el tercio proximal de la ulna (compuesto por la porción proximal de la escotadura troclear, el área de intersección del músculo flexor ulnar del carpo y del músculo ancóneo, la porción distal de la inserción del braquial y la parte proximal de la cresta interósea).

Centrándonos en el tercio proximal de la ulna, se han identificado dos grupos en el morfoespacio; un primer grupo formado por los Neandertales y *H. ergaster* y otro formado por los humanos modernos junto con *Australopithecus* y *Paranthropus*. Una simple lectura de los datos sugiere que el solapamiento de las formas más antiguas con los humanos modernos, indicaría una morfología primitiva. En contraste, la morfología del tercio proximal de la ulna de los Neandertales y de *H. ergaster* indicaría una morfología derivada por su posición en el morfoespacio. La coincidencia de las características de la ulna en los humanos modernos, *Australopithecus* y *Paranthropus* podría ser el resultado de homoplasia o bien se podría interpretar como una reversión evolutiva. La región proximal de la ulna muestra una clara separación entre *H. sapiens* y el resto de los homininos, donde los Neandertales se agrupan con las diferentes formas de *Australopithecus*, *Paranthropus* y *H. ergaster*. Esta distribución en el morfoespacio indica la presencia de características derivadas en los humanos modernos, apoyando las conclusiones de Churchill et al. (1996) y Groves (1998).

En un contexto más amplio, nuestra caracterización morfométrica de las ulnas de *Australopithecus*, *Paranthropus* y *H. ergaster* no coincide con la observada en estudios previos, donde Drapeau et al. (2005) describen las ulnas de Omo L40-19 y AL 288-1 como similares a *H. sapiens* y la ulna OH 36 similar a los chimpancés. Sin embargo, McHenry et al. (2007) concluyen que las ulnas de KNM-BK 66 y Omo L40-19 tienen una morfología similar a los chimpancés y OH 36 es diferente a los chimpancés y a los humanos modernos, de acuerdo con Aiello et al. (1999). En los análisis de esta tesis, todos estos fósiles se sitúan dentro de la distribución del género *Homo*. Estas diferencias pueden deberse a las metodologías empleadas o a las diferentes muestras de comparación incluidas.

Los resultados obtenidos sobre la polaridad de rasgos de la región proximal y el tercio proximal de la ulna cuando se analizan por separado, muestran una aparente contradicción, la cual se resuelve cuando se tiene en cuenta que la escotadura troclear está formada por dos componentes separados: las porciones proximal y distal.

La parte proximal de esta escotadura y el proceso olécranon forman la unidad anatómica que se aloja en la fosa olecraneana del húmero durante los movimientos de la articulación del codo (Gray et al., 1995), por lo que se podría esperar una coevolución de estas regiones anatómicas. De hecho, Yokley y Churchill (2006), basándose en una covariación positiva entre el tamaño de la fosa olecraneana y el proceso olécranon, propusieron dos hipótesis para explicar la variación de la morfología de la articulación del codo. En el primero de los casos, la similitud de las ulnas de Klasies River Mouth, Border Cave y Baringo con la de los Neandertales definiría la configuración primitiva y, en consecuencia, la configuración derivada se encontraría exclusivamente en los humanos anatómicamente modernos. Alternativamente, proponen que la similitud del codo de los humanos arcaicos africanos (KNM-WT 15000, Gomboré, Broken Hill

E.848 y Omo Kibish) y la de los humanos modernos definiría la configuración primitiva. En este caso, Klasies River Mouth, Border Cave y Baringo, junto con los Neandertales, habrían derivado con respecto a *H. erectus*. Cuando se incluyen las formas australopitecinas, esta segunda hipótesis es la más probable (Yokley y Churchill, 2006), y nuestros resultados apoyan claramente este segundo escenario (Pérez-Criado y Rosas, 2017). En contraste, el tamaño relativo del proceso coronoideo, junto con la porción distal de la escotadura troclear, aparecen en el análisis como un estado derivado en los humanos modernos, lo cual coincide con lo planteado para la orientación de la escotadura troclear, cuya orientación más proximal se define como la morfología derivada e identificada exclusivamente en *H. sapiens*.

La aparición de la orientación anteroproximal de la escotadura troclear tuvo que ocurrir en África, probablemente antes de la primera salida de *H. sapiens* de ese continente, ya que las ulnas de Skhul y Qafzeh presentan esa condición derivada (Churchill et al., 1996; Groves, 1998). Además, la morfología primitiva se ha encontrado en el 10% de los humanos modernos, principalmente en las poblaciones africanas de cazadores-recolectores (Churchill et al., 1996). La coexistencia en los humanos modernos de la morfología derivada, junto con la primitiva en baja frecuencia, podría explicarse por un modelo de frecuencias (Bermúdez de Castro et al., 2012; Rosas et al., 2015). En algún momento antes de que los primeros *H. sapiens* salieran de África, algunos "alelos" derivados habrían aparecido en las poblaciones humanas africanas, aumentando su frecuencia en detrimento del estado plesiomórfico, pero manteniendo los dos estados de este carácter.

Los análisis del radio muestran que taxonómicamente es menos informativo que la ulna y el húmero, que presenta una gran variabilidad intraespecífica y que hay un mayor grado de solapamiento entre las diferentes especies. Sin embargo, los resultados

presentados en esta tesis muestran que el radio proximal y la diáfisis permiten determinar alguna polaridad de rasgos. La anatomía del radio Neandertal se ha interpretado tradicionalmente como una combinación de caracteres primitivos y derivados (Pearson y Grine, 1997; De Groote, 2011). De acuerdo con los análisis realizados, los Neandertales presentan un cuello radial largo, característica considerada como un carácter primitivo dada su presencia en todos los homínidos, excepto en los humanos modernos (Pearson y Grine, 1997; Rodríguez et al., 2016). Por lo que la reducción de la longitud del cuello radial habría aparecido en algunas poblaciones, presumiblemente africanas y anteriores a los humanos anatómicamente modernos. La presencia excepcional de un cuello corto en el espécimen MH2 de *Au. sediba* (Churchill et al., 2013) puede estar indicando la variabilidad del carácter.

En lo referente a la orientación del tubérculo radial, los resultados obtenidos en esta tesis muestran que los Neandertales se caracterizan por presentar una orientación medial del tubérculo, al igual que *Australopithecus* y *Paranthropus*, por lo que se considera el estado primitivo del carácter, mientras que la posición anteromedial de este tubérculo se observa en los humanos anatómicamente modernos y se considera el estado derivado del carácter. Estos resultados coinciden con los estudios anteriores de Trinkaus y Churchill (1988), Vandermeersch y Trinkaus (1995), Carretero et al. (1999), y De Groote (2011). Al compararlo con un mayor número de especímenes, se observa que la orientación del tubérculo radial tiene una morfología primitiva (orientación medial) en *Australopithecus* (Trinkaus y Churchill, 1988), en dos radios Sima de los Huesos (Carretero et al., 1999) y en los Neandertales (Trinkaus y Churchill, 1988; De Groote, 2011), mientras que la morfología derivada (orientación anteromedial) aparece en *H. antecesor* (Carretero et al., 1999), en la mayoría de los homínidos del Sima de los Huesos (Rodríguez et al., 2016), en Klasies River Mouth, Cave of Heart (Pearson y

Grine, 1997), y en *H. sapiens*. El cambio de orientación del tubérculo radial desde una posición medial a anteromedial pudo haberse originado en una población pre-*H. antecessor* y esta orientación medial en el linaje Neandertal representaría una reversión evolutiva, hecho ya sugerido por Rodríguez et al. (2016). Sin embargo, la reaparición en el registro fósil de una orientación medial (primitiva) en una frecuencia baja en los homínidos de la Sima de los Huesos y su posterior fijación en Neandertales podría ilustrar un fenómeno de homoplasia a través de un proceso de cambio morfológico.

En cuanto a la curvatura mediolateral de la diáfisis del radio, se puede decir que es un carácter que presenta una gran variabilidad y en el morfoespacio presenta una superposición de las muestras. A pesar de esta gran variabilidad interespecífica, se observa que los humanos modernos, junto con *H. antecessor* y los Neandertales, más *Au. anamensis*, pueden diferenciarse por la curvatura de la diáfisis. La condición primitiva del carácter aparece ilustrada por *Au. anamensis* y se define por una diáfisis curvada, mientras que la condición derivada se define por la diáfisis más recta de los humanos modernos. Esta interpretación es consistente con los estudios anteriores de Vandermeersch y Trinkaus (1995), Carretero et al. (1999) y De Groote (2011). La polaridad de rasgos de esta característica ha sido algo difícil de definir debido a la variabilidad que presenta este rasgo en el género *Australopithecus*, con *Au. afarensis* exhibiendo una curvatura ligeramente marcada (Johanson et al., 1978), pero los nuevos fósiles de *Au. sediba* (Churchill et al., 2013), *Au. anamensis* (Ward et al., 2001), y *Ar. ramidus* (White et al., 2009), muestran una curvatura de la diáfisis radial bien definida. A la luz de esta nueva evidencia, una curvatura marcada puede considerarse el estado primitivo del carácter, a pesar de su variabilidad.

La gran curvatura mediolateral de la diáfisis radial se ha observado tanto en Neandertales como en algunos de los homínidos del Pleistoceno Medio europeo de la

Sima de los Huesos (Rodríguez et al., 2016). Por lo que la presencia de ese estadio primitivo del carácter en estos grupos podría ser considerada como una reversión evolutiva, escenario también propuesto por Arsuaga et al. (2015) y Rodríguez et al. (2016). Además, es importante señalar que un análisis de paleoepigenética comparando Neandertales con humanos modernos ha mostrado un grado diferente de metilación en el grupo genético HOXD, responsable de la curvatura de la diáfisis (Gokhman et al., 2014). El control epigenético diferencial en estos dos grupos humanos para los genes implicados en el desarrollo de los miembros, incluyendo la curvatura de la diáfisis radial (Gokhman et al., 2014), puede haber dado lugar a algunas de sus diferencias morfológicas. En este contexto, la incidencia relativamente alta de homoplasias, y especialmente las reversiones evolutivas, pueden deberse más a un control epigenético, que es posiblemente más lábil y reversible, que a una modificación estructural (por ejemplo, cambio de nucleótidos) de los genes.

Una vez analizada la polaridad de rasgos de cada uno de las regiones anatómicas que conforman el brazo y el antebrazo, se ha tratado de establecer su secuencia evolutiva, con el fin de determinar si estos elementos se comportan como regiones aisladas o como parte de un sistema integrado como se plantea en la **hipótesis 5**.

El patrón evolutivo de la fosa olecraneana y de los pilares distodorsales del húmero, junto con la región proximal de la escotadura troclear y del olécranon de la ulna, permite sugerir que la morfología derivada de los Neandertales se originó en una población pre-*H. antecessor* y fue heredada por sus descendientes. A partir de esto, pueden evidenciarse dos situaciones. Por un lado, las poblaciones eurasiáticas descendientes de esa población pre-*H. antecessor* de la que se origina el linaje Neandertal habrían fijado el "alelo derivado" (Rosas et al., 2015; Pérez-Criado y Rosas, 2017). Por otro lado, las poblaciones de homínidos africanos anteriores a los primeros

H. sapiens de África presentarían la morfología derivada (como Klasies River Mouth, Border Cave, Bodo, y Baringo), junto con la aparición de la morfología secundariamente primitiva (Broken Hill, Omo Kibish). Por lo que la secuencia de cambios en el codo se puede resumir de la siguiente manera. Un primer cambio (post-*H. ergaster* / pre-*H. antecessor*) afectó principalmente al proceso olécranon, aumentando su tamaño paralelamente con el incremento de tamaño de la fosa. Un segundo cambio tuvo lugar en una población pre-*H. sapiens*, anterior a su primera salida del continente africano, el cual afectó a toda la ulna proximal. En primer lugar, se produjo un incremento relativo del diámetro anteroposterior del proceso coronoideo, modificando la orientación de la escotadura troclear y por otro lado, el olécranon y la fosa olecraneana experimentaron una reducción general de su tamaño, lo cual conduce a su similitud con las formas primitivas. En general, podríamos decir que a partir de un patrón primitivo del Plioceno, ambos linajes, *H. sapiens* y *H. neanderthalensis*, presentan rasgos apomórficos en la articulación del codo, y que los rasgos derivados en los humanos modernos son homoplásicos, lo cual explica que tengan una forma aparentemente primitiva (Rosas et al., 2015; Pérez-Criado y Rosas, 2017).

En el radio se ha podido observar que el cambio de orientación del tubérculo a una orientación anteromedial pudo tener lugar en una población pre-*H. antecessor*, tal vez junto con los cambios en la articulación del codo comentados anteriormente. Sin embargo, la reaparición en el registro fósil de una orientación medial (primitiva) en una frecuencia baja en los homininos de la Sima de los Huesos y su posterior fijación en Neandertales, podría indicar una reversión evolutiva en el linaje Neandertal, hecho ya sugerido por Rodríguez et al. (2016). Al igual que con el tubérculo, la curvatura mediolateral de la diáfisis también ha sufrido un cambio morfológico pasando de una diáfisis curvada a una recta, la cual pudo haberse originado en una población pre-*H.*

antecessor. No obstante, la presencia de una curvatura marcada en los homínidos de la Sima de los Huesos y en los Neandertales indicaría que nos encontramos ante un carácter del linaje Neandertal originado por reversión evolutiva. Finalmente, la mayor longitud del cuello del radio es un carácter primitivo, considerado pre-*Homo* y su acortamiento tuvo que ocurrir en una población pre-*H. sapiens*, anterior a su primera salida del continente africano, haciendo que sea un carácter exclusivo de las poblaciones de humanos modernos.

Con todo esto, en el brazo y en el antebrazo se han identificado tres unidades de cambio evolutivo: 1) el proceso olecranon de la ulna junto con la fosa olecraneana y los pilares distodorsales del húmero; 2) el complejo formado por el proceso coronoideo de la ulna y el cuello del radio; y 3) el tubérculo radial y su diáfisis. Esto demuestra que la extremidad superior no ha evolucionado como un todo, si no que cada elemento óseo ha sufrido diferentes modificaciones en sus diferentes regiones anatómicas, mostrando cada una de ellas un patrón diferente de evolución.

IX.2 Lateralidad humeral en *H. sapiens* y *H. neanderthalensis*

Una vez definida la polaridad de rasgos y la evolución de húmero, ulna y radio en los homínidos, se ha procedido a analizar la lateralidad manual, cuyo origen se ha relacionado con el cambio de función del miembro superior, de un comportamiento arbóreo a uno de manipulación y transporte. Las primeras evidencias de lateralidad manual han sido descritas en KNM-WT 15000 (Walker y Leakey, 1993), pero debido a la escasez de registro fósil y a la dificultad de asociar diferentes elementos anatómicos a un mismo individuo, la mayoría de los estudios de lateralidad realizados en los homínidos se han llevado a cabo en los Neandertales. El estudio de la lateralidad manual en Neandertales se ha realizado a través de diferentes técnicas, pero la que se

considera de mayor interés es el estudio de los patrones de asimetría de la extremidad superior. En esta tesis, el elemento óseo que se ha estudiado ha sido el húmero, puesto que diferentes estudios han observado que es el elemento que mayores asimetrías muestra (Cuk et al., 2001; Kanchan et al., 2008). Los estudios de lateralidad humeral en poblaciones fósiles se basan en la comparación con poblaciones de humanos anatómicamente modernos. Por esto, en esta tesis se analiza de manera detallada la lateralidad en una población humana actual, mediante técnicas de morfometría geométrica en 3D basada en la configuración de landmarks, las cuales se emplean por primera vez para realizar este tipo de estudios.

En la población humana estudiada se ha observado que el 84.15% de los húmeros derechos son más grandes que los izquierdos, lo cual se ajusta a la proporción de individuos diestros en poblaciones actuales (Annett, 1970, 2002, McManus, 1979, Porac et al, 1980, 1986, Perelle y Ehrman, 1994, Marchant et al., 1995, Marchant y McGrew , 1998, Singh et al., 2001, Faurie et al., 2005). Aunque en estudios previos se han observado diferencias de tamaño significativas, las cuales se asocian con el uso preferencial del lado derecho (Cuk et al., 2001; Auerbach y Ruff, 2006; Sládek et al., 2007; Weiss, 2009; Blackburn, 2011), al comparar el tamaño de los húmeros derechos e izquierdos de la población de *H. sapiens* estudiada en esta tesis, se observa que esa diferencia de tamaño no es significativa, lo cual no permite aceptar lo planteado en la **hipótesis 6**.

En lo referente a los análisis de forma, todas las regiones, con excepción de la diáfisis masculina, muestran diferencias significativas entre los lados. Sin embargo, cuando se elimina el efecto alométrico a la muestra, obtenemos resultados diferentes en función de la región anatómica que se estudia. Por un lado, el húmero completo y las regiones proximal y distal siguen mostrando diferencias significativas, por lo que su

patrón de lateralidad se explica por un componente no-alométrico, es decir, no relacionado con el tamaño. Estos podrían ser rasgos que se modifican a lo largo de la vida del individuo en función del diferente patrón de actividad en ambos brazos. Las cargas mecánicas experimentadas en las epífisis antes de la edad adulta pueden producir cambios en estas estructuras (Blackburn, 2011). Estas diferencias podrían reflejarse en rasgos como la torsión humeral (Rhodes, 2006), la perforación septal en la fosa olecraneana (Singhal y Rao, 2007) o el ángulo de carga (Paraskevas et al. 2004, Tukenmez et al., 2004).

Por otra parte, el análisis del componente no alométrico de la forma en la diáfisis muestra un resultado no significativo, por lo que las diferencias de forma podrían explicarse por un componente alométrico. En esta tesis, la lateralidad de la diáfisis se ha analizado principalmente a través de la longitud de las inserciones musculares del pectoral mayor, redondo mayor y deltoides, y la posición del coracobraquial. Los resultados aquí presentados, muestran que la longitud relativa de las inserciones musculares depende del tamaño de la diáfisis, por lo que cuanto más larga sea la diáfisis, mayor longitud de las áreas de inserción muscular. Esto complementa los estudios previos realizados principalmente sobre la sección transversal de la diáfisis (Cuk et al., 2001; Auerbach y Ruff, 2006; Stock et al., 2013), en los que se observa que es la región más asimétrica del húmero en respuesta a la actividad física. Diferentes estudios han relacionado que mayores esfuerzos mecánicos provocan mayores presiones musculares en el hueso, causando un incremento de la cortical del hueso (Cuk et al., 2001; Auerbach y Ruff, 2006, Stock et al., 2013). Por lo tanto, el espesor del hueso cortical en la diáfisis puede variar en función de la actividad física, mientras que la forma de la diáfisis puede explicarse por un componente alométrico.

En cuanto a los patrones de lateralidad humeral entre ambos sexos, en la población de *H. sapiens* estudiada, se ha observado que las mujeres presentan mayores diferencias entre los húmeros derechos e izquierdos que los hombres, y las principales diferencias se observan en la diáfisis, lo que no permite aceptar la **hipótesis 7**. Auerbach y Ruff (2006) también observaron un patrón de asimetría diferente en función del sexo de los individuos, donde los hombres muestran mayores asimetrías en las dimensiones diafisarias y el diámetro vertical de la cabeza del húmero, y las mujeres en la longitud del húmero. A pesar de que estos resultados no coincidan con los patrones de lateralidad observados en el estudio que aquí se presenta, diferentes estudios han planteado que la asimetría humeral se asociaría a patrones de actividad en función de cada población (Sládek et al., 2007; 2016). Por lo tanto los resultados de este trabajo se pueden explicar por la estructura sociocultural de la muestra estudiada, donde el 75,3% de la población trabajaba en la agricultura y el 91,5% de la población activa eran hombres, por lo que las mujeres se debían ocupar de las tareas domésticas y del cuidado de su descendencia (Azagara Ros y Chorén Rodríguez, 2006). Esta marcada división sexual del trabajo podría explicar los patrones de lateralidad observados en esta tesis entre los sexos.

El estudio de lateralidad realizado sobre los Neandertales muestra que los húmeros derechos tienen un mayor tamaño que los izquierdos, con la excepción de La Ferrassie 1, donde el húmero izquierdo es ligeramente más grande. Este resultado de La Ferrassie 1, es opuesto al obtenido por Heim (1982), cosa que puede deberse a las diferentes metodologías empleadas, ya que Heim (1982) emplea métodos antropométricos clásicos y en esta tesis se emplea morfometría geométrica. El espécimen que presenta una mayor diferencia con respecto al tamaño es Feldhofer. Esto se debe a la presencia de una fractura en la región proximal de la ulna izquierda (Schwalbe, 1901; Trinkaus et al., 1994) de manera que la articulación del codo habría

tenido un movimiento limitado, lo que explicaría el reducido tamaño del húmero izquierdo.

En el análisis de la forma, se observan patrones de variabilidad semejantes a los de la población humana moderna estudiada en esta tesis, con una excepción: la anchura de la fosa olecraneana, lo cual no sería lo esperado según la **hipótesis 8**. En este trabajo se ha observado que la anchura de la fosa olecraneana izquierda de los Neandertales es más ancha que la derecha, lo que coincide con las medidas clásicas tomadas por Heim (1982).

Diferentes estudios han determinado que los Neandertales son diestros con una proporción aproximada del 90% (Uomini, 2011; Volpato et al., 2012), proporción muy similar a la encontrada en las poblaciones humanas actuales (Perelle y Ehrman, 1994, Marchant y McGrew, 1998, Faurie et al., 2005). Además en este trabajo se ha observado que el patrón de lateralidad también es similar entre Neandertales y humanos modernos, a excepción de la fosa olecraneana. A la luz de estos resultados es necesario considerar los factores que puedan provocar estas diferencias. Uno de los más importantes son los aspectos funcionales, puesto que la fosa olecraneana es la región anatómica del húmero que acomoda el proceso olécranon de la ulna durante la extensión del codo (Staubesand, 1988; Gray et al., 1995). Diferentes estudios sobre la perforación septal de la fosa olecraneana llevados a cabo en diferentes poblaciones humanas (Singhal y Rao, 2007; Ndou et al., 2013), sugieren que un mayor tamaño y una mayor profundidad de la fosa se pueden producir por una presión intermitente del olécranon de la ulna sobre la pared de esta fosa durante los movimientos de flexión y extensión del codo. Esto podría producir algún tipo de remodelación en esa región anatómica que pueda dar lugar a un incremento del tamaño de la fosa. En Neandertales, este mismo fenómeno podría explicar el mayor tamaño de la fosa izquierda, lo cual permite hipotetizar sobre el tipo

de actividades que realizarían los Neandertales diferentes a los humanos anatómicamente modernos, que originasen un mayor tamaño de la fosa olecraneana izquierda.

Estas actividades deberían estar relacionadas con un movimiento de extensión fuerte de la articulación del codo izquierdo. Algunas actividades que se han relacionado previamente con los Neandertales, en las que el brazo izquierdo realiza esa mayor extensión son:

-El "stuff and cut"(Brace, 1975).Técnica consistente en sostener un material por un lado con los dientes, mientras que por el otro se estira con el brazo no dominante (lado izquierdo), quizás completamente extendido, para que con el brazo dominante (lado derecho) se hagan los movimientos de corte o raspado del material.

- La estrategia de caza a corta distancia o el empuje de lanzas (Schmitt et al., 2003; Shea y Sisk, 2010). Patrón comportamental realizado por los Neandertales en el que el brazo dominante realizaría la fuerza de empuje en la parte trasera de la lanza, mientras que el brazo no dominante actuaría como una guía en la parte delantera de la lanza produciendo la extensión completa del codo (Schmitt et al., 2003). Además, Shaw et al. (2012) han observado que la actividad muscular máxima durante la caza se produce en el brazo izquierdo.

A parte de estas actividades relacionadas con los Neandertales que podrían explicar el patrón de lateralidad de la fosa olecraneana, en esta tesis se propone también el arrastre de peso con el brazo izquierdo. Esta actividad se realizaría en extensión completa del brazo izquierdo, y también podría provocar una mayor presión del proceso olécranon sobre la fosa olecraneana. Los Neandertales habrían debido caminar largas distancias a lo largo de su día a día transportando diferentes objetos, tanto materiales

pesados como los que requieran manipulación más precisa (industria lítica, lanzas o fuego). Aquí se plantea, que el material que requiere una manipulación más precisa podría ser transportado con el brazo dominante, mientras que el material más pesado podría transportarse con el brazo no dominante.

En conjunto estos patrones comportamentales, junto con otras actividades, podrían haber producido las diferencias en la asimetría del brazo observadas entre los Neandertales y los humanos anatómicamente modernos.

IX.3 Último antepasado común *Pan/Homo*

Una vez definida la polaridad de rasgos del brazo y del antebrazo en los homínidos, así como interpretado los patrones de lateralidad, se procede a tratar de definir el modo de locomoción del último antepasado común *Pan/Homo*, puesto que para llegar a entender la evolución de las regiones anatómicas que se estudian en esta tesis, conocer su anatomía precursora resulta de gran interés.

Tradicionalmente, los estudios de reconstrucción del último antepasado común *Pan/Homo* se han basado en las comparaciones directas entre los diferentes representantes de la superfamilia Hominoidea. Sin embargo, estudios recientes han observado que los integrantes de esta superfamilia son muy especializados y por tanto, sugieren la utilización de material comparativo de otros grupos del orden Primates (Larson, 1998; Almécija et al., 2013; 2015; Young et al., 2015; Machnicki et al., 2016). Es por esto, por lo que en esta tesis se ha comparado el brazo y el antebrazo de diversos representantes de las familias Cercopithecidae y Hominidae. En el estudio comparativo llevado a cabo en cada uno de los tres elementos óseos se han observado grandes diferencias morfológicas a nivel de familia, como se había planteado en la **hipótesis 9**. Los representantes de la familia Cercopithecidae se caracterizan por ser cuadrúpedos,

con diferente grado de arborealidad, y por presentar un plan corporal pronógrado. En la presente tesis no se han encontrado diferencias en el miembro superior entre los integrantes de esta familia, por lo que se considera una estructura estable adaptada al modo cuadrúpedo de locomoción. En contraste, la muestra de la familia Hominidae está formada por cuatro especies diferentes y los resultados obtenidos muestran una separación bien definida en el morfoespacio. Es sabido que todos estos especímenes tienen un plan corporal ortógrado y que presentan unos patrones locomotores muy específicos, por lo que se esperaría que las diferencias observadas se explicaran por las diferencias en locomoción.

Las diferencias tan marcadas entre Cercopithecidae y Hominidae concuerdan con los resultados obtenidos en los análisis de señal filogenética, la cual es significativa, lo que implica que las especies más próximas presentan morfologías más afines que con las especies más separadas. Las agrupaciones de estas dos superfamilias pueden reflejar tanto las diferencias de los patrones locomotores (cuadrúpedo vs no cuadrúpedo), como las del plan corporal (pronógrado vs ortógrado). De los tres elementos óseos estudiados, el húmero es el que presenta las mayores diferencias entre estas superfamilias, pudiendo reflejar el modo locomotor y el plan corporal. Este último se infiere por la orientación de la cabeza humeral con relación a la posición de la epífisis distal (lo que se conoce como torsión humeral), esta orientación de la cabeza humeral va a variar en consonancia con la posición de la escápula y la orientación de la fosa glenoidea para poder mantener una articulación del hombro estable. Al analizar la extremidad anterior como un todo, teniendo en cuenta los tres elementos óseos estudiados, las diferencias entre estas dos familias reflejarían las diferentes adaptaciones a los diferentes modos de locomoción.

Centrándonos en la familia Hominidae, en el morfoespacio, se observa una clara separación de *H. sapiens* del resto de los homínidos, lo cual podría relacionarse con el

uso del miembro superior para la manipulación y el transporte y no para la locomoción. Además, los análisis de húmero y ulna muestran una clara separación entre *Pan* y *Gorilla*, la cual se explicaría por las diferencias existentes en sus patrones locomotores, puesto que el gorila camina apoyando su peso sobre las falanges intermedias de los dedos II a V, con el codo en hiperextensión, el antebrazo en pronación completa y la mano en una postura columnar; mientras que el chimpancé apoya principalmente su peso en los dedos II y III, el codo no realiza la hiperextensión completa, el grado de pronación del antebrazo varía y la muñeca tiene una postura extendida (Tuttle, 1969 a, b, 1970; Inouye, 1994; Kivell y Schmitt, 2009;). Además hay que señalar que el chimpancé tiene un mayor grado de comportamiento arbóreo que el gorila (Hunt 1991; Doran, 1993; Kivell y Schmitt, 2009). Estas diferencias en el modo de locomoción de gorilas y chimpancés, se han explicado por la diferencia de peso existente entre ellos (Inouye, 1994), por un desarrollo ontogénico diferente (Inouye, 1992; Dainton y Macho, 1999) o por un origen diferente de esa locomoción (homoplásico) (Kivell y Schmitt, 2009). Finalmente, los orangutanes se encuentran en una posición intermedia y se superponen principalmente con los chimpancés, debido a que son las dos especies que mayor grado de arborealidad presentan, pero su distribución en el morfoespacio puede explicarse por su patrón locomotor generalizado. A pesar que de manera tradicional a los orangutanes se les ha asociado con la suspensión, trabajos recientes muestran que esta locomoción la emplean principalmente en los extremos de las ramas (Manduell et al., 2011). Thorpe y Crompton (2006) han observado que los comportamientos posicionales de los orangutanes se caracterizan por un amplio espectro donde engloban patrones posturales tanto pronógrados como ortógrados.

Las agrupaciones observadas en el morfoespacio indicarían que las diferencias anatómicas observadas en cada especie estudiada se deben a las especializaciones según

los patrones locomotores. Esto concuerda con los resultados de los análisis de señal filogenética, los cuales indican la total ausencia de esta señal entre las morfologías de los elementos anatómicos que componen la extremidad superior. Así pues, las diferencias observadas dentro de la familia Hominidae se explicarían por las especializaciones a los diferentes modos de locomoción lo que no concuerda con la **hipótesis 10** planteada. Estos resultados serían de esperar ya que el esqueleto postcraneal, especialmente las extremidades, presenta grandes especializaciones funcionales sujetas a fuertes presiones selectivas (Holliday y Friedl, 2013).

Cuando se incluyen en los análisis los homínidos fósiles, se observan diferentes afinidades morfológicas dependiendo de la región anatómica en estudio. En la región proximal del húmero *Au. afarensis* se encuentra dentro de la dispersión de *H. sapiens*, mientras que en la región distal los representantes australopitecinos muestran una gran variabilidad, pero todos ellos superponen con *H. sapiens* y *H. ergaster*. Sin embargo, KNM-ER 739 se encuentra en un extremo de la variabilidad del chimpancé debido a su robustez, lo cual ya se ha observado previamente (Lague y Jungers, 1996; Rosas et al., 2015). En la región proximal de la ulna se han observado diferentes agrupaciones, pero los homínidos fósiles se encuentran en una posición intermedia, más cercana a los chimpancés, como previamente habían observado Aiello et al. (1999) o Drapeau (2004). En este caso la separación entre el chimpancé y el gorila es mucho más pronunciada que en el húmero distal, lo que puede deberse a la diferente capacidad de hiperextensión del codo durante la locomoción (Drapeau, 2004). La ulna distal, muestra que *Au. afarensis* solapa con *H. sapiens*. Finalmente, tanto en el radio distal como en el proximal las formas australopitecinas aparecen agrupadas dentro de la distribución de los homínidos.

En todos los análisis previamente comentados, tanto trabajando con los elementos anatómicos completos, así como con sus regiones proximal y distal para

poder incluir diferentes fósiles homíninos, el posicionamiento de la reconstrucción del último antepasado común *Pan/Homo* se sitúa siempre dentro de la distribución de los homínidos y en posiciones intermedias. En base a esto, se pueden proponer tres bloques de cambio evolutivo en el brazo y el antebrazo desde un punto de vista del último antepasado común *Pan/Homo*: 1) las formas homíninas se agrupan entre ellas en el húmero proximal y en la ulna distal, por lo que el último antepasado común *Pan/Homo* se caracterizaría por presentar una morfología intermedia entre los homíninos y los demás homínidos; 2) el radio distal y proximal agrupa a los primeros homíninos con los homínidos actuales, por lo que el último antepasado común *Pan/Homo* tendría una morfología pre-*Homo*, similar a la de los primeros homíninos; 3) el húmero distal y la ulna proximal muestran unas afinidades morfológicas muy complejas, pero se propone que la morfología del último antepasado común *Pan/Homo* sería similar a los chimpancés en esta región.

Una vez estudiadas las afinidades morfológicas dentro de la familia Hominidae, se presenta la reconstrucción del último antepasado común *Pan/Homo*. La morfología de esta reconstrucción es la típica de un homínido generalizado (no especializado) por su disposición en el morfoespacio y se caracteriza por una cabeza humeral grande y redondeada, con el surco bicipital ancho y con una tróclea que presenta las crestas medial y lateral bien definidas. La ulna presenta un proceso olécranon pequeño y un proceso coronoideo grande, con una escotadura troclear orientada anteriormente, una diáfisis curvada y un proceso estiloides reducido. Finalmente, el radio se caracteriza por una cabeza radial redondeada y un proceso estiloides pequeño. Estos caracteres son comunes a los definidos por Larson (1998) para describir la morfología de un hominoideo ancestral generalizado que practicaba la escalada vertical y la suspensión; así como algunos de estos caracteres también son comunes a los que plantea White et al.

(2015) para la reconstrucción de un último antepasado común *Pan/Homo* generalizado, que no destacaría ni por la escalada vertical ni por la suspensión.

A la luz de esta reconstrucción se ha tratado de definir un patrón locomotor para el último antepasado común *Pan/Homo*. En el capítulo de introducción de esta tesis se han descrito los tres modelos actuales sobre la morfología del último antepasado común *Pan/Homo*, los cuales coinciden en que su plan corporal era ortógrado, lo que implicaría una gran movilidad de la articulación del hombro y una orientación medial de la cabeza humeral (torsión humeral por encima de 90°). Lo cual encaja perfectamente con la reconstrucción obtenida en esta tesis.

A pesar de que los tres modelos comparten un plan corporal ortógrado, las diferencias se encuentran en el modo de locomoción que plantean. El modelo chimpancé propone una locomoción especializada, que incluye el desplazamiento conocido como nudilleo (Knuckle-walking), junto con la escalada vertical y la suspensión (Gebo, 1996; Richmond, 2001); el modelo del orangután aboga por un amplio espectro locomotor con posturas pronógradas y ortógradas donde se engloban la escalada vertical y la suspensión (Thorpe y Crompton, 2006); y el modelo arbóreo generalizado o multígrado plantea un tipo de locomoción con un agarre múltiple en las ramas con manos y pies, combinando posturas pronógradas y ortógradas, junto con alguna forma de escalada (White et al., 2015).

A partir de la reconstrucción obtenida en esta tesis se propone un modelo ortógrado para el último antepasado común *Pan/Homo*, que presentaría una gran movilidad de la articulación del hombro y la capacidad de extender la articulación del codo. Es por esto por lo que se plantea un modelo locomotor generalizado, con un amplio espectro de locomociones pronógradas y ortógradas, donde se incluirían algún

tipo de escalada vertical y suspensión, coincidiendo con el modelo orangután definido por Thorpe y Crompton (2006) y con el modelo multígrado de White et al. (2015). El modelo multígrado propuesto por White et al. (2015) está basado en los restos fósiles de *Ar. ramidus*, el cual se toma como referencia para inferir la morfología y la locomoción del último antepasado común *Pan/Homo*. En un primer momento el modelo locomotor planteado para el último antepasado común *Pan/Homo* fue un modelo locomotor cuadrúpedo palmígrado generalizado sobre las ramas que realizaba algún tipo de escalada o trepa similar al de los hominoideos del Mioceno y a *Proconsul* (Lovejoy et al., 2009). Para ello se basaron en la ausencia de caracteres relacionados con la suspensión y la escalada vertical en los fósiles de *Ar. ramidus*. Los caracteres definidos por Lovejoy et al. (2009) en la extremidad anterior asociados a la suspensión y la escalada vertical son: una gran movilidad de la articulación del hombro, una movilidad restringida en la muñeca, la mayor longitud del miembro superior con respecto al inferior y la orientación mas proximal de la escotadura troclear de la ulna. Tras la descripción de estos caracteres como necesarios para la suspensión, es necesario plantear si realmente eso es así, puesto que la mayor movilidad del hombro también se ha asociado con la reorganización de la cintura escapular por el paso a un plan corporal ortógrado; además hay un grupo de primates que se caracterizan por ser suspensorios, los Atelidae, los cuales no presentan prácticamente ninguna de estas características. En cuanto a la orientación de la escotadura troclear, como se ha visto anteriormente, es un sistema complejo formado por dos componentes que han evolucionado de manera independiente. Por lo tanto, todos esos caracteres definidos como suspensorios, podrían estar asociados a ese modo de locomoción tan específico o bien asociarse con otros factores como reordenaciones corporales u otros patrones locomotores

White et al. (2015) presentan el modelo del multigradismo arbóreo para explicar mejor el patrón locomotor de *Ar. ramidus* y por lo tanto del último antepasado común *Pan/Homo*, ellos plantean que *Ardipithecus* combinaba la escalada versátil con posturas pronógradas y ortógradas, con un tipo de bipedalismo desconocido hasta el momento en el suelo. Pero además plantean la posibilidad de otras locomociones como movimientos de agarre a las ramas mediante las cuatro extremidades y una suspensión o escalada vertical de manera ocasional. Si en este nuevo modelo no se rechaza la suspensión y otros tipos de locomoción ortógrada, los modos locomotores que se describen son muy similares a los que se defienden en el modelo orangután, lo que hace plantearse las diferencias entre estos dos modelos. En este caso la principal diferencia sería la frecuencia en la que se realizarían los diferentes modos de locomoción, así como la locomoción en el suelo, la cual es cuadrúpeda para los orangutanes y se plantea como bípeda para *Ar. ramidus*. Por lo tanto, en esta tesis se propone que el último antepasado común *Pan/Homo* presentaría un patrón locomotor arbóreo generalizado con un amplio espectro de locomociones pronógradas y ortógradas, donde se incluiría algún tipo de escalada vertical y suspensión.

El estudio de la evolución de la extremidad superior en los homininos es el objetivo principal de esta tesis, es en este grupo en el que se produce una transición en la funcionalidad de la extremidad superior, que pasa de un uso principalmente locomotor a una función esencialmente de transporte y manipulación.

Los cambios morfológicos que se han producido en esa transición funcional, de un comportamiento arbóreo a una función de transporte y manipulación (*H. ergaster* y demás especies de *Homo* posteriores), no se han observado entre los representantes de

Australopithecus y *H. ergaster*, los cuales se agrupan en la mayoría de los análisis de polaridad de rasgos. Los principales cambios que se producen en la anatomía del brazo y el antebrazo en los homínidos han tenido lugar en una población post-*H. ergaster* y pre-*H. antecessor*, a partir de la cual surgen las morfologías derivadas y se fijan diferentes caracteres en los linajes *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*.

Los representantes del género *Homo* son los únicos primates en los que se ha observado el fenómeno de la lateralidad manual. Las especializaciones en las diferentes actividades pueden causar diferentes patrones de asimetría en el esqueleto y estas pueden inferirse a partir del estudio de los elementos óseos, en el caso concreto del húmero se ha observado que diferentes actividades pueden producir diferentes remodelaciones en regiones muy específicas del hueso.

Por último la liberación de la extremidad superior de la locomoción está relacionada con el origen de la marcha bípeda, que es uno de los caracteres que define a los homínidos, conocer la anatomía del miembro superior del último antepasado común *Pan/Homo* permite incrementar el conocimiento acerca de la evolución de la extremidad superior de los homínidos. El último antepasado común *Pan/Homo* se caracterizaría por una morfología típica de un homínido y su locomoción presentaría un amplio rango de modos locomotores arbóreos tanto pronógrados como ortógrados, de los que habría surgido el bipedalismo.

CAPÍTULO X: CONCLUSIONES

El objetivo principal de esta tesis ha sido estudiar la anatomía evolutiva de los elementos óseos del brazo y del antebrazo de los homininos. Así, se han llegado a las siguientes conclusiones:

1. Los elementos fósiles del yacimiento de El Sidrón de húmero, ulna y radio, muestran todas las características previamente definidas como propias de los Neandertales, por lo que se confirma su atribución a *H. neanderthalensis*.

2. La muestra fósil del yacimiento de El Sidrón exhibe una baja variabilidad dentro del grupo Neandertal en todas las regiones anatómicas estudiadas del brazo y del antebrazo.

3. La morfología del húmero distal de los humanos modernos, concretamente la anchura de la fosa olecraneana y de los pilares distodorsales presenta una morfología definida como primitiva por su agrupación con los homininos más primitivos (*Australopithecus* y *H. ergaster*) en los diferentes análisis a llevados a cabo. Mientras que la morfología de esos mismos caracteres en los Neandertales presenta la condición derivada.

4. La ulna proximal no ha evolucionado como un todo, sino que se han podido distinguir dos unidades independientes. Por un lado la porción proximal, definida por parte proximal de la escotadura troclear y el proceso olecraneano, la cual presenta una morfología primitiva en los humanos modernos y derivada en los Neandertales. Lo cual coincide con la polaridad de rasgos observada en el húmero distal. Por otro lado la

porción distal, formada por el proceso coronoideo y la parte distal de la escotadura troclear, que presenta una morfología derivada en los humanos modernos y primitiva en los Neandertales. Es esta región la que confiere el carácter primitivo y derivado a la ulna proximal como un todo.

5. Los diferentes caracteres estudiados en el radio indican que la anatomía del radio de los humanos modernos es derivada y la de los Neandertales es primitiva, habiéndose originado esta morfología Neandertal mayoritariamente por reversiones evolutivas en el linaje Neandertal, con la excepción de la longitud del cuello del radio que se ha mantenido estable en todos los homínidos excepto en los humanos modernos.

6. Las diferentes características analizadas en húmero, ulna y radio, han evolucionado de manera independiente, no como parte de un sistema integrado.

7. Aplicando morfometría geométrica 3D, los húmeros derechos tienen un mayor tamaño que los izquierdos y presentan diferencias en forma. Esta se explica por un componente no alométrico para el húmero completo y para las regiones proximal y distal, mientras que la diáfisis se explica por el componente alométrico asociado a su forma.

8. Los patrones de lateralidad humeral en forma son mayores en los individuos femeninos que los individuos masculinos, esas diferencias pueden con una división sexual del trabajo.

9. Los Neandertales presentan lateralidad humeral con una variabilidad muy similar a la de los humanos modernos, con la excepción de la fosa olecraneana que presentan un patrón de asimetría opuesto. Ese diferente patrón se explica por diferentes patrones comportamentales.

10. La comparación morfológica de húmero, ulna y radio entre las familias Cercopithecidae y Hominidae muestra grandes diferencias asociadas a los diferentes patrones locomotores.

11. Las diferencias anatómicas observadas en el brazo y en el antebrazo de la familia Hominidae se deben a los diferentes modos de locomoción tan específicos que presentan las diferentes especies.

12. La reconstrucción de la morfológica de húmero, ulna y radio para el último antepasado común *Pan / Homo* realizada en esta tesis indica que presenta los caracteres típicos de un homínido, con una morfológica muy generalizada. Por eso se plantean como modelos locomotores el modelo orangután o el modelo multígrado.

BIBLIOGRAFÍA -

- Ahern, J.C.M., Karavanić, I., Pvnović, M., Janković, I., Smith, F.H., 2004. New discoveries and interpretations of hominid fossils and artifacts from Vindija Cave, Croatia. *J. Hum. Evol.* 46, 27–67.
- Aiello, L.C., 1986. The relationships of the Tarsiiformes: a review of the case for the Haplorhini. *Major Topics in Primate and Human Evolution*, Cambridge University Press, Cambridge, 47-65.
- Aiello, L., Dean, C., 1990. *An introduction to human evolutionary anatomy*. Academic Press, New York.
- Aiello, L.C., Wood, B., Key, C., Lewis, M., 1999. Morphological and taxonomic affinities of the Olduvai ulna (OH 36). *Am. J. Phys. Anthropol.* 109, 89–110.
- Alemán-Aguilera, I., Botella, M., Souich, H.P., 1997. Aplicación de las funciones discriminantes en la determinación del sexo. *Estudios de Antropología Biológica* 9, 221–230.
- Almécija, S., Tallman, M., Alba, D.M., Pina, M., Moyà-Solà, S., Jungers, W.L., 2013. The femur of *Orrorin tugenensis* exhibits morphometric affinities with both Miocene apes and later hominins. *Nature Comm.* 4, 2888.
- Almécija, S., Smaers, J.B., Jungers, W.L., 2015. The evolution of human and ape hand proportions. *Nature Comm.* 6, 7717.
- Alves Cardoso, F., Henderson, C., 2010. Enthesopathy formation in the humerus: data from known age-at-death and known occupation skeletal collections. *Am. J. Phys. Anthropol.* 141, 550–560.
- Ambrose, S.H., 2001. Paleolithic technology and human evolution. *Science* 291, 1748–1753.
- Andrews, P., Martin, L., 1987. Cladistic relationships of extant and fossil hominoids. *J. Hum. Evol.* 16, 101-118.
- Ankel-Simons, F., 2007. *Primate Anatomy: An Introduction*. London: Elsevier Academic Press, London.
- Annett M., 1970. The growth of manual preference and speed. *Brit. J. Psychol.* 61, 545–558.
- Annett M., 2002. *Handedness and brain asymmetry: The right shift theory*. Psychology Press, Hove.
- Arias-Martorell, J., Potau, J.M., Bello-Hellegouarch, G., Pastor, J.F., Pérez-Pérez, A., 2012. 3D geometric morphometric analysis of the proximal epiphysis of the hominoid humerus. *J. Anat.* 221, 394–405.
- Arias-Martorell, J., Potau, J.M., Bello-Hellegouarch, G., Pérez-Pérez, A., 2015. Like father, like son: assessment of the morphological affinities of A.L. 288–1 (*A. afarensis*), Sts 7 (*A. africanus*) and

- Omo 119–73–2718 (*Australopithecus* sp.) through a three-dimensional shape analysis of the shoulder joint. PlosOne, 1-28 DOI:10.1371/journal.pone.0117408
- Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., 1984. Estudio de los restos humanos del yacimiento de la Cova del Tossal de la Font (Villafamés, Castellón). Cuadernos de Prehistoria y Arqueología Castellonenses. 10, 19–34.
- Arsuaga, J.L., Carretero, J.M., Martínez, I., Gracia, A., 1991. Cranial remains and long bones from Atapuerca/Ibeas (Spain). J. Hum. Evol. 20(3), 191–230.
- Arsuaga, J.L., Lorenzo, C., Carretero, J.M., Gracia, A., Martínez, I., García, N., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 1999. A complete human pelvis from the Middle Pleistocene of Spain. Nature 399, 255–258.
- Arsuaga, J.L., Carretero, J.M., Lorenzo, C., Gómez-Olivencia, A., Pablos, A., Rodríguez, L., García-González, R., Bonmatía, A., Quam, R.M., Pantoja-Pérez, A., Martínez, I., Aranburu, A., Gracia-Téllez, A., Poza-Rey, E., Sala, N., García, N., Alcázar de Velasco, A., Cuenca-Bescós, G., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2015. Postcranial morphology of the middle Pleistocene humans from Sima de los Huesos, Spain. Proc. Natl. Acad. Sci. 112, 11524–11529.
- Asfaw, B., White, T.D., Lovejoy, C.O., Latimer, B.M., Simpson, S., Suwa, G., 1999. *Australopithecus garhi*: a new species of early hominid from Ethiopia. Science. 284, 629–635.
- Auerbach, B.M., Ruff, C.B., 2006. Limb bone bilateral asymmetry: variability and commonality among modern humans. J. Hum. Evol. 50, 203–218.
- Azagara Ros, J., Chorén Rodríguez, P., 2006. La localización de la población española sobre el territorio. Un siglo de cambios: un estudio basado en series homogéneas (1900-2001). Fundación BBVA, Bilbao.
- Azagara Ros, J., Chorén Rodríguez, P., 2007. Actividad y territorio: un siglo de cambios. Fundación BBVA, Bilbao.
- Bacon, A.M., 2000. Principal components analysis of distal humeral shape in Pliocene to recent African hominids: the contribution of geometric morphometrics. Am. J. Phys. Anthropol. 111, 479–487.
- Badoux, D.M., 1965. Probabilité d'une différenciation due au climat chez les Néandertaliens d'Europe. L'Anthropologie 69, 75–82.
- Bailey, W.J., Hayasaka, K., Skinner, C.G., Kehoe, S., Sieu, L.C., Slightom, J.L., Goodman, M., 1992. Reexamination of the African hominoid trichotomy with additional sequences from the primate β -globin gene cluster. Mol. Phylogenet. Evol. 1, 97–135.
- Basabe, J.M., 1966. El húmero premusteriense de Lezetxiki (Guipúzcoa). Munibe 18, 13–32.

- Bass, S.L., Saxon, L., Daly, R.M., Turner, C.H., Robling, A.G., Seeman, E., Stuckey, S., 2002. The effect of mechanical loading on the size and shape of bone in pre-, peri-, and postpubertal girls: a study in tennis players. *J. Bone Miner. Res.* 17, 2274–2280.
- Bastir, M., Rosas, A., Lieberman, D.E., O'Higgins, P., 2008. Middle cranial fossa anatomy and the origin of modern humans. *Anat. Rec.* 291, 130–140.
- Bastir, M., Rosas, A., García-Tabernero, A., Peña- Melián, A., Estalrich, A., Rasilla, M. de la, Fortea, J., 2010. Comparative morphology and morphometric assessment of the Neandertal occipital remains from the El Sidrón site (Asturias, Spain: years 2000–2008). *J. Hum. Evol.* 58, 68–78.
- Bastir, M., García-Martínez, D., Estalrich, A., García- Tabernero, A., Huguet, R., Barash, A., Recheis, W., Rasilla, M. de la, Rosas, A., 2013a. A preliminary assessment of the thoracic remains of the El Sidrón Neandertals (Asturias, Spain). In: 3rd Annual Meeting of the ESHE, Vol., 2. Evolution ESftSoH, Vienna, Austria, pp. 40.
- Bastir, M., García Martínez, D., Recheis, W., Barash, A., Coquerelle, M., Rios, L., Peña-Melián, Á., García Río, F., O'Higgins, P., 2013b. Differential growth and development of the upper and lower human thorax. *PLoS ONE* 8, e75128.
- Bastir, M., García-Martínez, D., Estalrich, A., Tabernero, A.G., Huguet, R., Ríos, L., Barash, A., Recheis, W., Rasilla, M.d.l., Rosas, A., 2015. The relevance of the first ribs of the El Sidrón site (Asturias, Spain) for the understanding of the Neanderthal thorax. *J. Hum. Evol.* 80, 64–73.
- Ben-Itzhak, S., Smith, P., Bloom, R. A., 1988. Radiographic study of the humerus in Neandertals and *Homo sapiens sapiens*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 77, 231–242.
- Berger, L.R., de Ruiter, D.J., Churchill, S.E., Schmid, P., Carlson, K.J., Dirks P.H.G.M., Kibii, J.M., 2010. *Australopithecus sediba*: a new species of *Homo*-like australopith from South Africa. *Science*. 328, 195–204.
- Berger, L.R., Hawks, J., de Ruiter, D.J., Churchill, S.E., Schmid, P., Deleuzene, L.K., Kivell, T.L., Garvin, H.M., Williams, S.A., Jeremy M DeSilva, J.M., Skinner, M.M., Musiba, C.M., Cameron, N., Holliday, T.W., Harcourt-Smith, W., Ackermann, R.R., Bastir, M., Bogin, B., Bolter, D., Brophy, J., Cofran, Z.D., Congdon, K.A., Deane, A.S., Dembo, M., Drapeau, M., Elliott, M.C., Feuerriegel, E.M., García-Martínez, D., Green, D.J., Gurtov, A., Irish, J.D., Kruger, A., Laird, M.F., Marchi, D., Meyer, M.R., Nalla, S., Negash, E., Orr, C.M., Radovcic, D., Schroeder, L., Scott, J.E., Throckmorton, Z., Tocheri, M.W., VanSickle, C., Walker, C.S., Wei, P., Zipfel, B., 2015. *Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *Elife*. 4, e09560.
- Bermúdez de Castro, J.M., 1986. Dental remains from Atapuerca (Spain) I. Metrics. *J. Hum. Evol.* 15, 265–287.

- Bermúdez de Castro, J.M., Bromage, T.G., Fernández-Jalvo, Y., 1988. Buccal striations on fossil human anterior teeth: evidence of handedness in the middle and early Upper Pleistocene. *J. Hum. Evol.* 17, 403–412.
- Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.M., Carbonell, E., Rosas, A., Martínez, I., Mosquera, M., 1997. A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neanderthals and modern humans. *Science* 276, 1392–1395.
- Bermúdez de Castro, J.M., Carretero, J.M., García-González, R., Rodríguez-García, L., Martínón-Torres, M., Rosell, J., Blasco, R., Martín-Francés, L., Modesto, M., Carbonell, E., 2012. Early pleistocene human humeri from the Gran Dolina-TD6 site (sierra de Atapuerca, Spain). *Am. J. Phys. Anthropol.* 147, 604–617.
- Bermúdez de Castro, J.M., Quam, R., Martínón-Torres, M., Martínez, I., Gracia-Téllez, A., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., 2015. The medial pterygoid tubercle in the Atapuerca Early and Middle Pleistocene mandibles: Evolutionary implications. *Am. J. Phys. Anthropol.* 156, 102–109.
- Blackburn A., 2011. Bilateral Asymmetry of the Humerus During Growth and Development. *Am. J. Phys. Anthropol.* 145, 639–646.
- Bookstein, F.L., 1991. *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Brace C.L., 1975. Comment on “Did La Ferrassie I use his teeth as tools?”. *Curr. Anthropol.* 16, 396–397.
- Briggs, A.W., Good, J.M., Green, R.E., Krause, J., Maricic, T., Stenzel, U., Lalueza-Fox, C., Rudan, P., Brajkovic, D., Kucan, Z., Gusic, I., Schmitz, R., Doronichev, V.B., Golovanova, L.V., Rasilla, M. de la, Fortea, J., Rosas, A., Pääbo, S., 2009. Targeted Retrieval and Analysis of Five Neandertal mtDNA Genomes. *Science*. 325, 318–321
- Brown, F., Harris, J.R., Leakey, R.E.F., Walker, A., 1985. Early *Homo erectus* skeleton from west Lake Turkana, Kenya. *Nature*. 316, 788–792. 325, 318–321.
- Bruner, E., 2003. Fossil traces of the human thought: Paleoneurology and the evolution of the genus *Homo*. *Riv. Antropol.* 81, 29–56.
- Brunet, M., Beauvilain, A., Coppens, Y., Heintz, E., Moutaye, A.H.E., Pilbeam, D., 1995. The first australopithecine 2,500 kilometres west of the Rift Valley (Chad). *Nature*. 378, 373–374.
- Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., Mackaye, H.T., Likiua, A., Ahounda, D., Beauvilain, A., Blondel, C., Bocherens, H., Boisserie, J.R., De Bonis, L., Coppens, Y., Dejax, J., Denys, C., Düringer, P., Eisenmann, V., Fanone, B., Fronty, P., Geraads, D., Lehmann, T., Lihoreau, F., Louchart, A., Mahamat, A., Merceron, G., Mouchelin, G., Otero, O., Pelaez Campomanes, P., Ponce De Leon, M., Rage, J.C., Sapanet, M., Schuster, M., Sudre, J., Tassy, P., Valentin, X., Vignaud, P., Viriot,

- L., Zazzo, A., Zollikofer, C., 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature*. 418, 145–151.
- Brusatte, S.L., Sakamoto, M., Montanari, S., Harcourt Smith, W.E.H., 2012. The evolution of cranial form and function in theropod dinosaurs: insights from geometric morphometrics. *J. Evol. Biol.* 25, 365–377.
- Burbano, H.A., Hodges, E., Green, R.E., Briggs, A.W., Krause, J., Meyer, M., Good, J.M., Maricic, T., Johnson, P.L.F., Xuan, Z., Rooks, M., Bhattacharjee, A., Brizuela, L., Albert, F.W., Rasilla, M. de la, Fortea, J., Rosas, A., Lachmann, M., Hannon, G.J., Paabo, S., 2010. Targeted Investigation of the Neandertal Genome by Array-Based Sequence Capture. *Science*. 328, 723–725.
- Cañaveras, J.C., Sanchez-Moral, S., Lario, J., Cuezva, S., Fernández Cortes, A., Muñoz, M.C., 2011. El modelo de relleno, o cómo llegaron los restos a la Galería del Osario. In: Rasilla, M. de la, Rosas, A., Cañaveras, J.C., Lalueza-Fox, C. (Eds.), *La cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias). Investigación interdisciplinar de un grupo neandertal*. Consejería de Cultura y Turismo-Ediciones Trabe S.L.U., Oviedo: Gobierno del Principado de Asturias, 43–64.
- Carretero, J.M., Lorenzo, C., Arsuaga, J.L., 1995. Análisis multivariante del humero en la colección de restos identificados de la Universidad de Coimbra (Portugal). *Antrop. Port.* 13, 139–156.
- Carretero, J.M., Arsuaga, J.L., Lorenzo, C., 1997. Clavicles, scapulae and humeri from the Sima de los Huesos site (Sierra de Atapuerca, Spain). *J. Hum. Evol.* 33, 357–408.
- Carretero, J.M., Lorenzo, C., Arsuaga, J.L., 1999. Axial and appendicular skeleton of *Homo antecessor*. *J. Hum. Evol.* 37, 459–499.
- Carretero, J.M., Arsuaga, J.L., Martínez, I., Quam, R.M., Lorenzo, C., Gracia, A., Ortega, A.I., 2004. Los humanos de la Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca) y la evolución del cuerpo en el género *Homo*. In: Baquedano, E., Rubio, S. (Eds.), *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre*, vol. 3. *Paleoantropología*. Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares, pp. 120–135.
- Carretero, J.M., Haile-Selassie, Y., Rodriguez, L., Arsuaga, J.L., 2009. A partial distal humerus from the Middle Pleistocene deposits at Bodo, Middle Awash, Ethiopia. *Anthropol. Sci.* 117, 19–31.
- Cashmore, L., Uomini, N., Chapelain, A., 2008. The evolution of handedness in humans and great apes: A review and current issues. *J. Anthropol. Sci.* 8, 7–35.
- Castellano, S., Parra, G., Sánchez-Quinto, F.A., Racimo, F., Kuhlwilm, M., Kircher, M., Sawyer, S., Fu, Q., Heinze, A., Nickel, B., Dabney, J., Siebauer, M., White, L., Burbano, H.A., Renaud, G., Stenzel, U., Lalueza-Fox, C., de la Rasilla, M., Rosas, A., Rudan, P., Brajkovic, D., Kucan, Z., Gušić, I., Shunkov, M.V., Derevianko, A.P., Viola, B., Meyer, M., Kelso, J., Andrés, A., Pääbo, S., 2014. Patterns of coding variation in the complete exomes of three Neandertals. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 6666–6671.

- Cerling, T.E., Brown, F.H., Wynn, J.G., 2014. On the Environment of Aramis: A Comment on White in Domínguez-Rodrigo. *Cur. Anthropol.* 55, 469–470.
- Chavaillon, J., Chavaillon, N., Coppens, Y., Senut, B., 1977. Présence d'hominidé dans le site oldowayen de Gomboré IB à Melka Kunture', Ethiopie. *C. R. Acad. Sci. Paris.* 285,961–963.
- Churchill, S.E., 1994. Human Upper Body Evolution in the Eurasian Later Pleistocene. Ph.D. thesis, University of New Mexico.
- Churchill, S.E., 1996. Particulate versus integrated evolution of the upper body in late Pleistocene humans: a test of two models. *Am. J. Phys. Anthropol.* 100, 559–583.
- Churchill, S.E., 1998. Cold adaptation, heterochrony, and Neandertals. *Evol. Anthropol.* 7, 46–60.
- Churchill, S.E., 2006. Bioenergetic perspectives on Neanderthal thermoregulatory and activity budgets. In: Delson. E., MacPhee, R.D.E. (Eds.), *Neanderthals revisited: New approaches and perspectives*. Springer, Netherlands, pp. 113–133.
- Churchill, S.E., Pearson, O.M., Grine, F.E., Tinkaus, E., Holliday, T.W., 1996. Morphological affinities of the proximal ulna from Klasies River main site: archaic or modern? *J. Hum. Evol.* 31, 213–237.
- Churchill, S.E., Formicola, V., 1997. A case of marked bilateral asymmetry in the upper limbs of an Upper Palaeolithic male from Barma Grande (Liguria), Italy. *Int. J. Osteoarcheol.* 7, 18–38.
- Churchill, S.E., Smith, F.H., 2000. A modern human humerus from the Early Aurignacian of Vogelherdhöhle (Stetten, Germany). *Am. J. Phys. Anthropol.* 112, 251–273.
- Churchill, S.E., Holliday, T.W., Carlson, K.J., Jashashvili, T., Macias, M.E., Mathews, S., Sparling, T.L., Schmid, P., de Ruiter, D.J., Berger, L.R., 2013. The Upper Limb of *Australopithecus sediba*. *Science.* 340, 1233477.
- Cobb, S.N., O'Higgins, P., 2007. The ontogeny of sexual dimorphism in the facial skeleton of the African apes. *J. Hum. Evol.* 53, 176–190.
- Condemi, S., Monge, J., Quetelet, S., Frayer, D.W., Combier, J., 2017. Vergisson 4: a left-handed Neandertal. *Am. J. of Phys. Anthropol.* 162, 186–190.
- Constandse-Westermann, T.S., Newell, R.R., 1989. Limb lateralization and social stratification in western European Mesolithic societies. In: Hershkovitz, I. (Ed.), *People and culture in change*. BAR International Series, Oxford: Archaeopress, pp. 405–433.
- Coon, C.S., 1962. *The Origin of Races*. Alfred A. Knopf, New York.
- Cowgill, L.W., 2007. Humeral torsion revisited: a functional and ontogenetic model for populational variation. *Am. J. Phys. Anthropol.* 134, 472–480.

- Crockett, H.C., Gross, L.B., Wilk, K.E., Schwartz, M.L., Reed, J., O'Mara, J., Reilly, M.T., Dugas, J.R., Meister, K., Lyman, S., Andrews, J.R., 2002. Osseous adaptation and range of motion at the glenohumeral joint in professional baseball pitchers. *Am. J. Sports Med.* 30, 20–26.
- Crompton, R.H., Vereecke, E.E., Thorpe, S.K.S., 2008. Locomotion and posture from the common hominoid ancestor to fully modern hominins, with special reference to the last common panin/hominin ancestor. *J. Anat.* 212, 501–543.
- Curnoe, D., 2010. A review of early *Homo* in southern Africa focusing on cranial, mandibular and dental remains, with the description of a new species (*Homo gautengensis* sp. nov.). *HOMO*. 61, 151–177.
- Cuk, T., Leben-Seljak, P., Stefancic, M., 2001. Lateral asymmetry of human long bones. *Var. Evol.* 9, 19–32.
- Dainton, M., Macho, G.A., 1999. Did knuckle walking evolve twice? *J. Hum. Evol.* 36, 171–194.
- Dart, R.A., 1925. *Australopithecus africanus*: the man-ape of South Africa. *Nature*. 115, 195–199.
- De Groote, I., 2011. The Neanderthal lower arm. *J. Hum. Evol.* 61, 396–410.
- De Torres, T., Ortiz, J., Grün, R., Eggins, S., Valladas, H., Mercier, N., Tisnérat-Laborde, N., Juliá, R., Soler, V., Martínez, E., Sánchez-Moral, S., Lalueza-Fox, C., Cañaveras, J.C., Rosas, A., Lario, J., Santamaría, D., Badal, E., Rasilla, M. de la, Fortea, J., 2010. Dating of the hominid (*Homo neanderthalensis*) remains accumulation from El Sidrón cave (Piloña, Asturias, North Spain): an example of multi-methodological approach to the dating of Upper Pleistocene sites. *Archaeometry*. 52, 680–705.
- Dean, M.C., Rosas, A., Estalrich, A., García-Tabernero, A., Huguet R, Lalueza-Fox, C., Bastir, M., de la Rasilla, M., 2013. Longstanding dental pathology in Neandertals from El Sidrón (Asturias, Spain) with a probable familial basis. *J. Hum. Evol.* 64, 678–686.
- Delsaux, M.A., 1977. Les humérus fossiles. Comparaison avec les humérus modernes. *Bull. Mem. Soc. Anthropol. Paris* 4, 165–175.
- Demes, B., Larson, S.G., Stern, J.T., Jungers, W.L., Biknevicius, A.R., Schmitt, D., 1994. The kinetics of primate quadrupedalism. *J. Hum. Evol.* 26, 353–374.
- Di Vincenzo, F., Rodriguez, L., Carretero, J. M., Collina, C., Geraads, D., Piperno, M., Manzi, G. 2015. The massive fossil humerus from the Oldowan horizon of Gombore I, Melka Kunture (Ethiopia, > 1.39 Ma). *Quat. Sci. Rev.* 122, 207–221.
- Domínguez-Rodrigo, M., Pickering, T.R., Baquedano, E., Mabulla, A., Mark, D.F., Musiba, C., Bunn, H.T., Uribe-larrea, D., Smith, V., Díez-Martin, F., Pérez-González, A., Sánchez, P., Santonja, M., Barboni, B., Gidna, A., Ashley, G., Yravedra, J., Heaton, J.L., Arriaza, M.C., 2013. First Partial

Skeleton of a 1.34-Million-Year-Old *Paranthropus boisei* from Bed II, Olduvai Gorge, Tanzania. PLoS ONE. 8, e80347

- Domínguez-Rodrigo, M., 2014. Is the “savanna hypothesis” a dead concept for explaining the emergence of the earliest hominins? *Cur. Anthropol.* 55, 59–81
- Doran, D.M., 1993. Comparative locomotor behavior of chimpanzees and bonobos: The influence of morphology on locomotion. *Am. J. Phys. Anthropol.* 91,83–98.
- Drapeau, M.S., 2004. Functional anatomy of the olecranon process in hominoids and plio-pleistocene hominins. *Am. J. Phys. Anthropol.* 124, 297-314.
- Drapeau, M.S.M., Ward, C.V., Kimbel, W.H., Johanson, D.C., Rak, Y., 2005. Associated cranial and forelimb remains attributed to *Australopithecus afarensis* from Hadar, Ethiopia. *J. Hum. Evol.* 48, 593–642.
- Egocheaga, J.E., 2007. Evidencia de lesión osteolítica tumoral en una tibia del hombre de Sidrón. In: Barca Durán, J., Jiménez Ávila, J. (Eds.), *Enfermedad, muerte y cultura en las sociedades del pasado: importancia de la contextualización en los estudios paleopatológicos: actas del VIII Congreso Nacional de Paleopatología*. Fundación Academia Europea de Yuste, Cáceres, pp. 57-64.
- Egocheaga, J.E., Trabazo, R., Rodríguez, L., Cabo, L.L., Sierra, M.J., 2000. Avance sobre el descubrimiento, características del yacimiento y estudio paleontológico de los restos óseos de homínidos mesopleistocénicos de la cueva de Sidrón (Piloña, Asturias). *Boletín de Ciencias de la Naturaleza*.46, 219-263.
- Egocheaga, J.E., Sierra, M.J., 2002. Los restos óseos del autópodo superior de la Cueva de Sidrón (Piloña, Asturias). In: Malgosa Morera, A., Nogués, R.M., Aluja, M.P. (Eds.), *Antropología y Biodiversidad*.Universidad de Barcelona, Barcelona, pp. 494-505.
- Egocheaga, J.E., Pérez-Pérez, A., Rodríguez, L., Galbany, J., Mónica Martínez, L., Telles Antunes, M., 2004. New evidence and interpretation of subvertical grooves in neandertal teeth from Cueva de Sidrón (Spain) and Figueira Brava (Portugal). *Anthropologie*. 42, 49-52.
- Egocheaga, J.E., Sierra, M.J., 2005. Identificación de un infante en la colección SDR-1994 de fósiles del Hombre de Sidrón. *Revista Española de Antropología Física*. 25, 1-6.
- Endicott, P., Ho, S.Y.W., Stringer, C., 2010. Using genetic evidence to evaluate four palaeoanthropological hypotheses for the timing of Neanderthal and modern human origins. *J. Hum. Evol.* 59, 87–95.
- Estalrrich, A., Rosas, A., García-Vargas, S., García-Tabernero, A., Santamaría, D., Rasilla, M. de la., 2011. Brief communication: Subvertical grooves on interproximal wear facets from the El Sidrón (Asturias, Spain) Neandertal dental sample. *Am. J. Phys. Anthropol.* 144, 154-161.

- Estalrriich, A., Rosas, A., García-Tabernero, A., Huguet, R., Bastir, M., Rasilla, M. de la., 2012a. Handedness on 11 Neanderthals from the El Sidrón cave (Asturias, Spain): Evidence from the non-dietary dental wear. In: 2nd Annual Meeting of the ESHE, Vol., 1. Evolution ESftSoH, Bordeaux, pp. 74.
- Estalrriich, A., Rosas, A., Huguet, R., García-Tabernero, A., Bastir, M., García-Vargas, S., Rasilla, M. de la, 2012b. Evidence for Non-Foraging Sexual Division of Labor in Neandertals from the El Sidrón Site (Asturias, Spain). In: 21st PaleoAnthropology Society Annual Meeting. Society P, Memphis, A12.
- Estalrriich, A., Rosas, A., 2013. Handedness in Neandertals from the El Sidrón (Asturias, Spain): evidence from instrumental striations with ontogenetic inferences. PLoS one. 8, e62797.
- Estalrriich, A., Rosas, A., Huguet, R., Rasilla, M. de la, 2013. Unique within his group: High incidence of chipping enamel may reflect an specialized behavior in the El Sidrón Neandertal group. 3rd Annual Meeting of the ESHE, Vol., 2. Evolution ESftSoH, Vienna, pp. 84.
- Estalrriich, A., Rosas, A., 2015. Division of labor by sex and age in Neandertals: an approach through the study of activity-related dental wear. J. Hum. Evol. 80, 51-63.
- Estalrriich, A., Rosas, A., Huguet, R., García-Tabernero, A., de la Rasilla, M., 2015. Marcadores de actividad en la dentición anterior de los Neandertales: el caso de las estrías culturales. In: Domingo, L., Domingo, M.S., Fesharaki, O., García Yelo, B., Gómez Cano, A.R., Hernández-Ballarín, V., Hontecillas, D., Cantalapiedra, J.L., López Guerrero, P., Oliver, A., Pelegrín, J., Pérez de los Ríos, M., Ríos, M., Sanisidro, O., Valenciano, A. (Eds.), XIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología (EJIP). Madrid, pp. 106-108.
- Evans, F.G., Krah, V.E., 1945. The torsion of the humerus: a phylogenetic survey from fish to man. Am. J. Anat. 76, 303-337.
- Faurie, C., Schiefenhövel, W., le Bomin, S., Billiard, S., Raymond, M., 2005. Variation in the Frequency of Left-handedness in Traditional Societies. Curr. Anthropol. 46, 142-147.
- Fernández-Cascón, B., Rosas, A., Estalrriich, A., García-Tabernero, A., García-Vargas, S., Huguet, R., Bastir, M., Santamaría, D., Rasilla, M. de la, Fortea, J., 2010. Preparation of the neandertal remains from the El Sidrón cave (Asturias, Spain). In: Cancelo Fernández, C., Val Molina, S., Marigó Cortés, J., Celia Gelabert, L., (Eds.), Paleontología i Evolució. Memoria especial nº 4. Sabadell, pp. 175-182.
- Fernández-Cascón, B., Rosas, A., Estalrriich, A., García-Tabernero, A., Huguet, R., López-Polín, L., Corchado, Y., Gimeno, M., Rasilla, M. de la, 2015. Conservación y restauración en la investigación paleontológica en el yacimiento de El Sidrón (Asturias): Estado de la cuestión. In: Domingo, L., Domingo, M.S., Fesharaki, O., García Yelo, B., Gómez Cano, A.R., Hernández-Ballarín, V., Hontecillas, D., Cantalapiedra, J.L., López Guerrero, P., Oliver, A., Pelegrín, J.,

- Pérez de los Ríos, M., Ríos, M., Sanisidro, O., Valenciano, A. (Eds.), XIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología (EJIP). Madrid, pp. 108-111.
- Fleagle, J.G. 1988. Primate adaptation and evolution. Academic Press, San Diego.
- Fleagle, J.G., 2013. Primate adaptation and evolution. Academic Press, London.
- Fleagle, J.G., Stern Jr., J.T., Jungers, W.L., Susman, R.L., Vangor, A.K., Wells, J.P., 1981. Climbing: a biomechanical link with brachiation and with bipedalism. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 48, 359–375.
- Fletcher, A.W., Weghorst, J.A., 2005. Laterality of hand function in naturalistic chimpanzees. *Laterality*. 10, 219–242.
- Forteza, J., De la Rasilla, M., Martínez, E., Sánchez-Moral, S., Cañaveras, J.C., Cuezva, S., Rosas, A., Soler, V., Julià, R., de Torres, T., Ortiz, J.E., Castro, J., Badal, E., Altuna, J., Alonso, J., 2003. La cueva de El Sidron (Borines, Piloña, Asturias): primeros resultados. *Estud. Geol.* 59, 159–179.
- Forteza, J., Rasilla, M. de la, García-Tabernero, A., Gigli, E., Rosas, A., Lalueza-Fox, C., 2008. Excavation protocol of bone remains for Neandertal DNA analysis in El Sidrón Cave (Asturias, Spain). *J. Hum. Evol.* 55, 353-357.
- Forteza, J., Rasilla, M. de la, Santamaría, D., Martínez, L., Duarte, E., Fernández de la Vega, J., Martínez, E., Cañaveras, J.C., Sánchez-Moral, S., Cuezva, S.; Lario, J., Rosas, A., Martínez-Maza, C., García-Tabernero, A., Bastir, M., Huguet, R., Estalrich, A., García-Vargas, S., Sánchez-Meseguer, A., León, S., Lalueza-Fox, C., de Torres, T., Ortiz, J., Julià, R., Grün, R., Valladas, H., Mercier, N., Tisnèrat-Laborde, N., Soler, V., Silva, P., Carrasco, P., Ayarza, P., Álvarez, F., Santos, G., Altuna, J., Badal, E., Alonso, J., 2009. La cueva de El Sidrón, Borines (Piloña). Campañas de excavación de 2003 a 2006. Trabe S.L.U.- Gobierno del Principado de Asturias, Oviedo: Gobierno del Principado de Asturias.
- Franciscus, R.G., 2003. Internal nasal floor configuration in *Homo* with special reference to the evolution of Neandertal facial form. *J. Hum. Evol.* 44, 701–729.
- Freyer, D.W., Lozano, M., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., Arsuaga, J.L., Radovčić, J., Bondioli, L., 2011. More than 500,000 years of right handedness in Europe. *Laterality*. 14, 1–19.
- Frost, G.T., 1980. Tool behavior and the origins of laterality. *J. Hum. Evol.* 9, 447-459.
- García Martínez, D., Barash, A., Recheis, W., Utrilla, C., Torres Sanchez, I., Garcia Rio, F., Bastir, M., 2014. On the chest size of Kebara 2. *J. Hum. Evol.* 70, 69–72.
- Gebo, D.L., 1996. Climbing, brachiation, and terrestrial quadrupedalism: historical precursors of hominid bipedalism. *Am. J. Phys. Anthropol.* 101, 55-92.

- Gebo, D.L., 2010. Locomotor function across Pimates (Including *Homo*). In Larsen, C.S., (Eds.), A companion to biological anthropology. Wiley-Blackwell, pp530-544
- Gilroy, A.M., MacPherson, B.R., Ross, L.M., 2008. Prometheus, Atlas of Anatomy. Thieme Medical Publishers, Inc. New York.
- Gokhman, D., Lavi, E., Prüfer, K., Fraga, M.F., Riancho, J.A., Kelso, J., Paabo, S., Meshorer, E., Carmel, L., 2014. Reconstructing the DNA methylation maps of the Neandertal and the Denisovan. *Science*. 344, 523–527.
- Gómez-Olivencia, A., Eaves-Johnson, K.L., Franciscus, R.G., Carretero, J.M., Arsuaga, J.L., 2009. Kebara 2: new insights regarding the most complete Neandertal thorax. *J. Hum. Evol.* 57, 75–90.
- Gómez-Robles, A., Bermúdez de Castro, J.M., Martínón-Torres, M., Prado-Simón, L., Arsuaga, J.L., 2015. A geometric morphometric analysis of hominin lower molars: Evolutionary implications and overview of postcanine dental variation. *J. Hum. Evol.* 82, 34–50.
- Goodman, M., 1962. Immunochemistry of the primates and primate evolution. *Ann. New York Acad. Sci.* 102, 219-234.
- Goodman, M., Koop, B.F., Czelusniak, J., Fitch, D.H., Tagle, D.A., Slightom, J.L., 1989. Molecular phylogeny of the family of apes and humans. *Genome*. 31, 316-335.
- Goodman, M., Tagle, D.A., Fitch, D.H., Bailey, W., Czelusniak, J., Koop, B.F., Bensom, P., Slightom, J.L., 1990. Primate evolution at the DNA level and a classification of hominoids. *J. Mol. Evol.* 30, 260-266.
- Goodman, M., Porter, C.A., Czelusniak, J., Page, S.L., Schneider, H., Shoshani, J., Gunnell, G., Groves, C.P., 1998. Toward a phylogenetic classification of primates based on DNA evidence complemented by fossil evidence. *Mol. Phylogenet. Evol.* 9, 585-598.
- Gray, H., Williams, P.L., Bannister, L.H., 1995. Gray's anatomy: the anatomical basis of medicine and surgery. Churchill Livingstone, New York
- Green, R.E., Krause, J., Briggs, A.W., Maricic, T., Stenzel, U., Kircher, M., Patterson, N., Li, H., Zhai, W., Fritz, M.H., Hansen, N.F., Durand, E.Y., Malaspinas, A.S., Jensen, J.D., Marques-Bonet, T., Alkan, C., Prüfer, K., Meyer, M., Burbano, H.A., Good, J.M., Schultz, R., Aximu-Petri, A., Butthof, A., Höber, B., Höffner, B., Siegemund, M., Weihmann, A., Nusbaum, C., Lander, E.S., Russ, C., Novod, N., Affourtit, J., Egholm, M., Verna, C., Rudan, P., Brajkovic, D., Kucan, Z., Gusic, I., Doronichev, V.B., Golovanova, L.V., Lalueza-Fox, C., de la Rasilla, M., Fortea, J., Rosas, A., Schmitz, R.W., Johnson, P.L., Eichler, E.E., Falush, D., Birney, E., Mullikin, J.C., Slatkin, M., Nielsen, R., Kelso, J., Lachmann, M., Reich, D., Pääbo, S., 2010. A draft sequence of the Neandertal genome. *Science* 328, 710–722.

- Grine, F.E., 2005. Early *Homo* at Swartkrans, South Africa: a review of the evidence and an evaluation of recently proposed morphs. *S. Afr. J. Sci.* 101, 43–52.
- Groves, C.P., 1998. The proximal ulna from Klasies River. *J. Hum. Evol.* 34, 119–121.
- Guerin, G., Frouin, M., Talamo, S., Aldeias, V., Bruxelles, L., Chiotti, L., Dibble, H.L., Goldberg, P., Hublin, J.J., Jain, M., Lahaye, C., Madelaine, S., Maureille, B., McPherron, S.J.P., Mercier, N., Murray, A.S., Sandgathe, D., Steele, T.E., Thomsen, K.J., Turq, A., 2015. A multi-method luminescence dating of the Palaeolithic sequence of La Ferrassie based on new excavations adjacent to the La Ferrassie 1 and 2 skeletons. *J. Archaeol. Sci.* 58, 147–166.
- Gunz, P., Mitteroecker, P., Neubauer, S., Weber, G.W., Bookstein, F.L., 2009. Principles for the virtual reconstruction of hominin crania. *J. Hum. Evol.* 57, 48–62.
- Haapasalo, H., Sievanen, H., Kannus, P., Heinonen, A., Oja, P., Vuori, I., 1996. Dimensions and estimated mechanical characteristics of the humerus after long-term tennis loading. *J. Bone Miner. Res.* 11, 864–872.
- Haile-Selassie, Y., 2001. Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature*. 412, 178–181.
- Hardy, K., Buckley, S., Collins, M., Estalrich, A., Brothwell, D., Copeland, L., García-Tabernero, A., García-Vargas, S., Rasilla, M. de la, Lalueza-Fox, C., Huguet, R., Bastir, M., Santamaría, D., Madella, M., Wilson, J., Cortés, Á., Rosas, A., 2012. Neanderthal medics? Evidence for food, cooking, and medicinal plants entrapped in dental calculus. *Naturwissenschaften*. 99, 617–626.
- Harvati, K., Gunz, P., Grigorescu, D., 2007. Cioclovina (Romania): affinities of an early modern European. *J. Hum. Evol.* 53, 732–746.
- Hawkey, D.E., Merbs, C.F., 1995. Activity - induced musculoskeletal stress markers (MSM) and subsistence strategy changes among ancient Hudson Bay Eskimos. *Int. J. Osteoarchaeol.* 5, 324–338.
- Heim, J.L., 1982. *Les Hommes Fossiles de La Ferrassie*. Masson, Paris.
- Heim, J.L., 1983. Les variations du squelette post-crânien des hommes de Néandertal suivant le sex. *Anthropologie* 87, 5–26.
- Heinrich, R.E., Rose, M.D., Leakey, R.E., Walker, A.C., 1993. Hominid radius from the middle Pliocene of Lake Turkana, Kenya. *Am. J. Phys. Anthropol.* 92, 139–148.
- Hoffmann, D.L., Pike, A.W.G., Wainer, K., Zilhão, J., 2013. New U-series results for the speleogenesis and the Palaeolithic archaeology of the Almonda karstic system (Torres Novas, Portugal). *Quat. Int.* 294, 168–182.
- Holliday, T.W., 1997. Postcranial evidence of cold adaptation in European Neandertals. *Am. J. Phys.*

- Anthropol. 104, 245–258.
- Holliday, T.W., 1999. Brachial and crural indices of European Late Upper Paleolithic and Mesolithic humans. *J. Hum. Evol.* 36, 549–566.
- Holliday, T., 2012. Body size, body shape, and the circumscription of the genus *Homo*. *Curr. Anthropol.* 53, S330–S345.
- Holliday, T.W., Trinkaus, E., 1991. Limb/trunk proportions in Neandertals and early anatomical modern humans. *Am. J. Phys. Anthropol.* 12, 93–94.
- Holliday, T.W., Friedl, L., 2013. Hominoid humeral morphology: 3D morphometric analysis. *Am. J. Phys. Anthropol.* 152, 506–515.
- Holloway, R.L., Delacoste-Lareymondie, M.C., 1982. Brain endocast asymmetry in pongids and hominids: Some preliminary findings on the paleontology of cerebral dominance. *Am. J. Phys. Anthropol.* 58, 101–110.
- Holloway, R.L., Sherwood, C.C., Hof, P.R., Rilling, J.K., 2009. Evolution of the brain in humans—Paleoneurology. In: Binder, M.D., Hirokawa, N. (Eds.), *Encyclopedia of neuroscience*. Springer Berlin, Heidelberg, pp. 1326–1334.
- Holmquist, R., Miyamoto, M.M., Goodman, M., 1988. Analysis of higher-primate phylogeny from transversion differences in nuclear and mitochondrial DNA by Lake's methods of evolutionary parsimony and operator metrics. *Mol. Biol. Evol.* 5, 217–236.
- Holton, N.E., Franciscus, R.G., 2008. The paradox of a wide nasal aperture in cold-adapted Neandertals: a causal assessment. *J. Hum. Evol.* 55, 942–951.
- Howell, F.C., 1952. Pleistocene glacial ecology and the evolution of "classic Neandertal" man. *Southwest J. Anthropol.* 8, 377–410.
- Hublin, J.J., Tillier, A.M., Tixier, J., 1987. L'humérus d'enfant moustérien (*Homo 4*) du Jebel Irhoud (Maroc) dans son contexte archéologique. *Bull. Mem. Soc. Anthropol. Paris* 14, 115–141.
- Hunt, K.D., 1991. Positional behavior in the Hominoidea. *Int. J. Primatol.* 12, 95–118.
- Hunt, K.D., Cant, J.G.H., Gebo, D.L., Rose, M.D., Walker, S.E., Youlatos, D., 1996. Standardized descriptions of primate locomotor and postural modes. *Primates* 37, 363–387.
- IBM Corp., 2011. *IBM SPSS Statistics for Windows, Version 20.0*. IBM Corp., Armonk, New York.
- Inouye, S.E., 1992. Ontogeny and allometry of African ape manual rays. *J. Hum. Evol.* 23, 107–138.
- Inouye, S.E., 1994. Ontogeny of knuckle-walking hand postures in African apes. *J. Hum. Evol.* 26, 459–485.

- Iscan, M.Y., Loth, S.R., King, Ch.A., Shihai, D., Yoshino, M., 1998. Sexual dimorphism in the humerus: a comparative analysis of Chinese, Japanese and Thais. *Forensic Sci. Int.* 98, 17–29.
- Johanson, D.C., White, T.D., Coppens, Y., 1978. A new species of the genus *Australopithecus* (Primates: Hominidae) from the Pliocene of eastern Africa. *Kirtlandia* 28, 1–14.
- Johanson, D.C., Lovejoy, C.O., Kimbel, W.H., White, T.D., Ward, S.C., Bush, M.E., Latimer, B.M., Coppens, Y., 1982. Morphology of the Pliocene partial hominid skeleton (A.L. 288-1) from the Hadar Formation, Ethiopia. *Am. J. Phys. Anthropol.* 57, 403–451.
- Kanchan, T., Kumar, T.M., Kumar, G.P., Yoganarasimha, K., 2008. Skeletal asymmetry. *J. Forensic Leg. Med.* 15, 177–179.
- Kamilar, J.M., Cooper, N., 2013. Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 368, 20120341.
- Keith, A., 1923. Man's posture: its evolution and disorders. *Br. Med.J.* 1, 451–454, 499–502, 545–548, 587–590, 624–626, 669–672.
- Kivell, T. L., Schmitt, D., 2009. Independent evolution of knuckle-walking in African apes shows that humans did not evolve from a knuckle-walking ancestor. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 14241–14246.
- Klingenberg, C.P., 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biol. Rev.* 73, 79–123.
- Klingenberg, C.P., 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol. Ecol. Resour.* 11, 353–357.
- Klingenberg, C.P., Gidaszewski, N.A., 2010. Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Syst. Biol.* 59, 245–261.
- Klingenberg, C.P., Marugán-Lobón, J., 2013. Evolutionary covariation in geometric morphometric data: analyzing integration, modularity, and allometry in a phylogenetic context. *Syst. Biol.* 62, 591–610.
- Kontulainen, S., Sievänen, H., Kannus, P., Pasanen, M., Vuori, I., 2003. Effect of long-term impact-loading on mass, size, and estimated strength of humerus and radius of female racquet-sports players: a peripheral quantitative computed tomography study between young and old starters and controls. *J. Bone Miner. Res.* 18, 352–359.
- Koop, B.F., Tagle, D.A., Goodman, M., Slightom, J.L., 1989. A molecular view of primate phylogeny and important systematic and evolutionary questions. *Mol. Biol. Evol.* 6, 580–612.
- Kovarovic, K., Andrews, P., 2007. Bovid postcranial ecomorphological survey of the Laetoli paleoenvironment. *J. Hum. Evol.* 52, 663–680.

- Krahl, H., Michaelis, U., Pieper, H.G., Quack, G., Montag, M., 1994. Stimulation of Bone Growth Through Sports A Radiologic Investigation of the Upper Extremities in Professional Tennis Players. *Am. J. Sports Med.* 22, 751-757.
- Kranioti, E.F., Bastir, M., Sánchez-Meseguer, A., Rosas, A., 2009. A geometric morphometric study of the Cretan humerus for sex identification. *Forensic Sci. Int.* 189, 111.e1–111.e8.
- Krause, J., Lalueza-Fox, C., Orlando, L., Enard, W., Green, R.E., Burbano, H.A., Hublin, J-J., Hänni, C., Fortea, J., Rasilla, M. de la, Bertranpetit, J., Rosas, A., Pääbo, S., 2007. The Derived FOXP2 Variant of Modern Humans Was Shared with Neandertals. *Curr. Biol.* 17, 1908-1912.
- Kuhlwilm, M., Gronau, I., Hubisz, M.J., Filippo, C. de, Prado, J., Kircher, M., Fu, Q., Burbano, H.A., Lalueza-Fox, C., Rasilla, M. de la, Rosas, A., Rudan, P., Brajkovic, D., Kucan, Ž., Gušić, I., Marques-Bonet, T., Andrés, A.M., Viola, B., Pääbo, S., Meyer, M., Siepel, A., Castellano, S., 2016. Evidence of ancient gene flow from modern humans into the Altai Neandertal. *Nature.* 530, 429–433.
- Kuhn, S.L., Stinner, M.C., 2006. What's a mother to do? A hypothesis about the division of labor among Neanderthals and modern humans in Eurasia. *Curr. Anthropol.* 47, 953-980.
- Lazenby R.A., 2002. Skeletal Biology, Functional Asymmetry and the Origins of “Handedness”. *J. Theoret. Biol.* 218, 129–138.
- Lague, M.R., 2014. The pattern of hominin postcranial evolution reconsidered in light of size-related shape variation of the distal humerus. *J. Hum. Evol.* 75, 90–109.
- Lague, M.R., Jungers, W.L., 1996. Morphometric variation in Plio-Pleistocene hominid distal humeri. *Am. J. Phys. Anthropol.* 101, 401–427.
- Lague, M.R., Jungers, W.L., 1999. Patterns of sexual dimorphism in the hominoid distal humerus. *J. Hum. Evol.* 36, 379–399.
- Lalueza-Fox, C., Frayer, D.W., 1997. Non-dietary Marks in the Anterior Dentition of the Krapina Neanderthals. *Int. J. Osteoarchaeol.* 7, 133-149.
- Lalueza-Fox, C., Sampietro, M.L., Caramelli, D., Puder, Y., Lari, M., Calafell, F., Martínez-Maza, C., Bastir, M., Fortea, J., Rasilla, M. de la, Bertranpetit, J., Rosas, A., 2005. Neandertal Evolutionary Genetics; Mitochondrial DNA Data from the Iberian Peninsula. *Mol. Biol. Evol.* 22, 1077-1081.
- Lalueza-Fox, C., Krause, J., Caramelli, D., Catalano, G., Milani, L., Sampietro, M.L., Calafell, F., Martínez-Maza, C., Bastir, M., García-Tabernero, A., Rasilla, M. de la, Fortea, J., Pääbo, S., Bertranpetit, J., Rosas, A., 2006. Mitochondrial DNA of an Iberian Neandertal suggests a population affinity with other European Neandertals. *Curr. Biol.* 16, R629-R630.

- Lalueza-Fox, C., Rompler, H., Caramelli, D., Staubert, C., Catalano, G., Hughes, D., Rohland, N., Pilli, E., Longo, L., Condemi, S., Rasilla, M. de la, Fortea, J., Rosas, A., Stoneking, M., Schoneberg, T., Bertranpetit, J., Hofreiter, M., 2007. A Melanocortin 1 Receptor Allele Suggests Varying Pigmentation Among Neanderthals. *Science*.318, 1453-1455.
- Lalueza-Fox, C., Gigli, E., Rasilla, M. de la, Fortea, J., Rosas, A., Bertranpetit, J., Krause, J., 2008. Genetic characterization of the ABO blood group in Neandertals. *BMC Evol.Biol.* 8, 342.
- Lalueza-Fox, C., Gigli, E., Rasilla, M. de la, Fortea, J., Rosas, A., 2009. Bitter taste perception in Neanderthals through the analysis of the TAS2R38 gene. *Biol. Lett.*5, 809-811.
- Lalueza-Fox, C., Rosas, A., Estalrich, A., Gigli, E., Campos, P.F., García-Tabernero, A., García-Vargas, S., Sánchez-Quinto, F., Ramírez, O., Civit, S., Bastir, M., Huguet, R., Santamaría, D., Gilbert, P., Thomas, M., Willerslev, E., Rasilla, M. de la, 2011a. Genetic evidence for patrilocal mating behavior among Neandertal groups. *P. Natl.Acad. Sci.* 108, 250-253.
- Lalueza-Fox, C., Rosas, A., Rasilla, M. de la, Gilbert, M.T.P., Willerslev, E., 2011b. Reply to Vigilant and Langergraber: Patrilocality in Neandertals is still the most plausible explanation. *P. Natl. Acad. Sci.*108:E88.
- Lalueza-Fox, C., Rosas, A., de la Rasilla, M., 2012a. Palaeogenetic research at the El Sidrón Neanderthal site. *Annals Anat.* 194, 133–137.
- Lalueza-Fox, C., Gigli, E., Sánchez-Quinto, F., Rasilla, M. de la, Fortea, J., Rosas, A., 2012b. Issues from Neandertal genomics: Diversity, adaptation and hybridisation revised from the El Sidrón case study. *Quatern. Int.*247, 10-14.
- Larson, S.G., 1996. Estimating humeral torsion on incomplete fossil anthropoid humeri. *J. Hum. Evol.* 31, 239-257.
- Larson, S. G., 1998. Parallel evolution in the hominoid trunk and forelimb. *Evol. Anthropol.* 6, 87-99.
- Larson, S.G., 2007a. The definition of humeral torsion: a comment on Rhodes (2006). *Am. J. Phys. Anthropol.* 133, 819–820.
- Larson, S.G., 2007b. Evolutionary transformation of the hominin shoulder. *Evol. Anthropol.* 16, 172–187.
- Larson, S.G., 2009. Evolution of the Hominin Shoulder: Early *Homo*. In: Grine, F.E., Fleagle, J.G., Leakey, R.E. (Eds.), *The First Humans: Origin and Early Evolution of the Genus Homo*. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology. Springer, Netherlands, pp. 65–75.
- Larson, S.G., Stern, J.T., 1986. EMG of scapulohumeral muscles in the chimpanzee during reaching and “arboreal” locomotion. *Am. J. Anat.* 176, 171-190.
- Leakey, R.E.F., 1971. Further evidence of Lower Pleistocene hominids from East Rudolf, North Kenya. *Nature*. 231, 241-245.

- Leakey, R.E.F., Butzer, K., Day, M.H., 1969. Early *Homo sapiens* remains from the Omo River region of south-west Ethiopia. *Nature*. 222, 1132–1138.
- Leakey, R.E.F., Leakey, M.G., Behrensmeyer, A.K., 1978. The Hominis catalogue. In Leakey, M.G., Leakey, R.E.F. (Eds.), Koobi Fora Research Project. Vol. 1: The fossil hominids and an introduction to their context. 1968-1974. Clarendon Press, Oxford, pp 86-182.
- Leakey, M.G., Feibel, C.S., McDougall, I., Walker, A., 1995. New four million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature*. 376, 565–571.
- Leakey, M.G., Feibel, C.S., McDougall, I., Ward, C., Walker, A., 1998. New specimens and confirmation of an early age for *Australopithecus anamensis*. *Nature*. 393, 62–66.
- Leakey, M.G., Spoor, F., Brown, F.H., Gathogo, P.N., Kiarie, C., Leakey, L.N., McDougall, I., 2001. New hominin genus from eastern Africa shows diverse Middle Pliocene lineages. *Nature*. 410, 433–440.
- LeMay, M., 1976. Morphological cerebral asymmetries of modern man, fossil man, and non-human primates. In: Steklis, H.D., Harnad, S., Lancaster, J. (Eds.), *Origins and evolution of language and speech*. New York Academy of Sciences, New York, pp. 349–360.
- Li, W.H., Ellsworth, D.L., Krushkal, J., Chang, B.H.J., Hewett-Emmett, D., 1996. Rates of nucleotide substitution in primates and rodents and the generation–time effect hypothesis. *Mol. Phylogenet. Evol.* 5, 182-187.
- Lockwood, C.A., Kimbel, W.H., Johanson, D.C., 2000. Temporal trends and metric variation in the mandibles and dentition of *Australopithecus afarensis*. *J. Hum. Evol.* 39, 23-55.
- Lordkipanidze, D., Jashashvili, T., Vekua, A., Ponce de león, M.S., Zollikofer, C.P.E., Rightmire, G.P., Pontzer, H., Ferrer, R., Oms, O., Tappen, M., Bukhsianidze, M., Agusti, J., Kahlke, R., Kiladze, G., Martinez-Navarro, B., Mouskhelishvili, A., Nioradze, M., Rook, L., 2007. Postcranial evidence from early *Homo* from Dmanisi, Georgia. *Nature* 449, 305–310.
- Lordkipanidze, D., de León, M.S.P., Margvelashvili, A., Rak, Y., Rightmire, G.P., Vekua, A., Zollikofer, C.P., 2013. A complete skull from Dmanisi, Georgia, and the evolutionary biology of early *Homo*. *Science* 342, 326–331.
- Lovejoy, C.O., Suwa, G., Simpson, S.W., Matternes, J.H., White, T.D., 2009. The great divides: *Ardipithecus ramidus* reveals the postcrania of our last common ancestors with African apes. *Science*. 326, 73-106.
- Machnicki, A.L., Spurlock, L.B., Strier, K.B., Reno, P.L., Lovejoy, C.O., 2016. First steps of bipedality in hominids: evidence from the atelid and proconsulid pelvis. *PeerJ*. 4, e1521.

- Maddison, W.P., 1991. Squared-change parsimony reconstructions of ancestral states for continuous-valued characters on a phylogenetic tree. *Syst. Zool.* 40, 304–314.
- Manduell, K.L., Morrogh-Bernard, H.C., Thorpe, S.K., 2011. Locomotor behavior of wild orangutans (*Pongo pygmaeus wurmbii*) in disturbed peat swamp forest, Sabangau, Central Kalimantan, Indonesia. *Am. J. Phys. Anthropol.* 145, 348–359.
- Marchant, L.F., McGrew, W.C., Eibl-Eibesfeldt, I., 1995. Is human handedness universal? Ethological analyses from three traditional cultures. *Ethology.* 101, 239–258.
- Marchant, L.F., Mc Grew, W.C., 1998. Human handedness: An ethological perspective. *Hum. Evol.* 13, 221–28.
- Maricic, T., Günther, V., Georgiev, O., Gehre, S., Čurlin, M., Schreiweis, C., Naumann, R., Burbano, H.A., Meyer, M., Lalueza-Fox, C., de la Rasilla, M., Rosas, A., Gajović, S., Kelso, J., Enard, W., Schaffner, W., Pääbo, S., 2013. A Recent Evolutionary Change Affects a Regulatory Element in the Human FOXP2 Gene. *Mol. Biol. Evol.* 30, 844–852.
- Martin, C.P., 1933. The cause of torsion of the humerus and of the notch on the anterior edge of the glenoid cavity of the scapula. *J. Anat.* 67, 573–582.
- Martin, L., 1986. Relationships among extant and extinct great apes and humans. In: Wood, B., Martin, L., Andrews, P.J. (Eds), *Major topics in primate and human evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 161–187.
- Martinez-Maza, C., Rosas, A., García-Vargas, S., Estalrrich, A., Rasilla, M. de la., 2011. Bone remodeling in Neanderthal mandibles from the El Sidrón site (Asturias, Spain). *Biol. Lett.* 7, 593–596.
- Martinón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., Gómez-Robles, A., Sarmiento, S., Muela, A., Arsuaga, J.L., 2007. Gran Dolina-TD6 and Sima de los Huesos dental samples: preliminary approach to some dental characters of interest for phylogenetic studies. In: Bailey, S.E., Hublin, J.-J. (Eds.), *Dental Perspectives on Human Evolution*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 65–79.
- Martinón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., Gómez-Robles, A., Prado-Simón, L., Arsuaga, J.L., 2012. Morphological description and comparison of the dental remains from Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain). *J. Hum. Evol.* 62, 7–58.
- Mays, S., 1999. A biomechanical study of activity patterns in a medieval human skeletal assemblage. *Int. J. Osteoarchaeol.* 9, 68–73.
- McCollum, M.A., Rosenman, B.A., Suwa, G., Meindl, R.S., Lovejoy, C.O., 2010. The vertebral formula of the last common ancestor of African apes and humans. *J. Exp. Zool. B. Mol. Dev. Evol.* 314, 123–134.

- McGrew, W.C., Marchant, L.F., 1997. Using the tools at hand: Manual laterality and elementary technology in *Cebus* spp. and *Pan* spp. *Int. J. Primatol.* 18, 787–810.
- McHenry, H.M., Corruccini, R.S., 1975. Distal humerus in hominoid evolution. *Folia Primatol.* 23, 227–244.
- McHenry, H.M., Brown, C.C., McHenry, L.J., 2007. Fossil hominin ulnae and the forelimb of *Paranthropus*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 134, 209–218.
- McHenry, H.M., Brown, C.C., 2008. Side steps: the erratic pattern of hominin postcranial change through time. *J. Hum. Evol.* 55, 639–651.
- McManus, I.C., 1979. Determinants of laterality in man. Ph.D. Dissertation, Cambridge University Press.
- Milella, M., Giovanna Belcastro, M.G., Zollikofer, C.P.E., Mariotti, V., 2012. The effect of age, sex, and physical activity on enthesal morphology in a contemporary Italian Skeletal collection. *Am. J. Phys. Anthropol.* 148, 379–388.
- Meyer, M., Fu, Q., Aximu-Petri, A., Glocke, I., Nickel, B., Arsuaga, J. L., Martínez, I., Gracia, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., Pääbo, S., 2013. A mitochondrial genome sequence of a hominin from Sima de los Huesos. *Nature* 505, 403–406.
- Mitteroecker, P., Gunz P., 2009. Advances in geometric morphometrics. *Evol. Biol.* 36, 235–247.
- Mosquera, M., Llorente, M., Riba, D., Estebanaranz, F., González-Brao, M., Lorenzo, C., Sanmartí, N., Toll, M., Carbonell, E., Feliu, O., 2007. Ethological study of manual laterality in naturalistic housed chimpanzees (*Pan troglodytes*) from the Mona Foundation Sanctuary (Girona, Spain). *Laterality.* 12, 19–30.
- Münkemüller, T., Lavergne, S., Bzeznik, B., Dray, S., Jombart, T., Schiffers, K., Thuiller, W., 2012. How to measure and test phylogenetic signal. *Methods. Ecol. Evol.* 3, 743–756.
- Netter, F.H., 2010. *Atlas of Human Anatomy*. Philadelphia Elsevier Health Sciences, Philadelphia.
- Ndou, R., Smith, P., Gemell, R., Mohatla, O., 2013. The Supratrochlear Foramen of the Humerus in a South African Dry Bone Sample. *Clin. Anat.* 26, 870–874.
- O'Higgins, P., 2000. The study of morphological variation in the hominid fossil record: biology, landmarks and geometry. *J. Anat.* 197, 103–120.
- O'Higgins, P., Jones, N., 2006. *Tools for statistical shape analysis*. Hull York Medical School, York.
- Outomuro, D., Adams, D.C., Johansson, F., 2013. The evolution of wing shape in ornamented-winged damselflies (Calopterygidae, Odonata). *Evol. Biol.* 40, 300–309.
- Papademetriou, E., Sheu, C.F., Michel, G.F., 2005. A meta-analysis of primate hand preferences, particularly for reaching. *J. Comp. Psychol.* 119, 33–48.

- Paraskevas, G., Papadopoulos, A., Papaziogas, B., Spanidou, S., Argiriadou, H., Gigis, J., 2004. Study of the carrying angle of the human elbow joint in full extension: a morphometric analysis. *Surg. Radiol. Anat.* 26, 19–23.
- Pearson, O.M., 2000. Activity, climate, and postcranial robusticity. *Curr. Anthropol.* 41, 569–607.
- Pearson, O.M., Grine, F.E., 1997. Re-analysis of the hominid radii from Cave of Hearths and Klasies River Mouth, South Africa. *J. Hum. Evol.* 32, 577–592.
- Pearson, O.M., Churchill, S.E., Grine, F.E., Trinkaus, E., Holliday, T.W., 1998. Multivariate analyses of the hominid ulna from Klasies River Mouth. *J. Hum. Evol.* 34, 653–656.
- Peña-Melián, A., Rosas, A., García-Tabernero, A., Bastir, M., Rasilla, M. de la., 2011. Paleoneurology of Two New Neandertal Occipitals from El Sidrón (Asturias, Spain) in the Context of Homo Endocranial Evolution. *Anat. Rec.* 294, 1370–1381.
- Perelle, I.B., Ehrman, L., 1994. An international study of human handedness: The data. *Behav. Genet.* 24, 217–227.
- Pérez-Criado, L., Rosas, A., Bastir, M., Pastor J.F., 2015. Lateralidad humeral en neandertales. Un análisis con morfometría geométrica en 3D. In: Domingo, L., Domingo, M.S., Fesharaki, O., García Yelo, B., Gómez Cano, A.R., Hernández-Ballarín, V., Hontecillas, D., Cantalapiedra, J.L., López Guerrero, P., Oliver, A., Pelegrín, J., Pérez de los Ríos, M., Ríos, M., Sanisidro, O., Valenciano, A. (Eds.), XIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología (EJIP). Madrid, pp. 203–205.
- Pérez-Criado, L., Rosas, A., 2017. Evolutionary anatomy of the Neandertal ulna and radius in the light of the new El Sidrón sample. *J. Hum. Evol.* 106, 38–53.
- Pearson, O. M., Royer, D. F., Grine, F. E., Fleagle, J. G., 2008. A description of the Omo I postcranial skeleton, including newly discovered fossils. *J. Hum. Evol.* 55, 421–437.
- Pieper, H.G., 1998. Humeral torsion in the throwing arm of handball players. *Am. J. Sports Med.* 26, 247–253.
- Porac, C., Coren, S., Steiger, J.H., Duncan, P., 1980. Human laterality: A multidimensional approach. *Can. J. Psychol.* 34, 91.
- Porac, C., Coren, S., Searleman, A., 1986. Environmental factors in hand preference formation: Evidence from attempts to switch the preferred hand. *Behav. Genet.* 16, 251–261.
- Prieto, J.L., 2005. Hallazgos paleopatológicos en la mandíbula SDR-7-8 del Sidrón. In: Montes-Barquín, R., Lasheras-Corruchaga, J.A. (Eds.), *Monografías del Museo de Altamira*, 20. Madrid, 397–403.
- Prieto, J.L., Abenza, J.M., 1999a. Anomalías de la dentición en la mandíbula SDR 7-8 del Sidrón. V *Congreso de Paleopatología Alcalá La Real*. Jaén.

- Prieto, J.L., Abenza, J.M., 1999b. Evidencia de patología periodontal en la mandíbula SDR 7-8 del Sidrón. *V Congreso de Paleopatología Alcalá La Real*. Jaén.
- Prieto, J.L., Abenza, J.M., Muñoz Fernández, E. Montes Barquín, R., 2001. Hallazgos Antropológicos y Arqueológicos en el Complejo Kárstico de El Sidrón (Vallobal, Infiesto, Concejo de Piloña, Asturias). *Munibe Antropologia-Arkeologia*. 53, 19-29.
- Prost, J.H., 1980. Origin of bipedality. *Yrbk. Phys. Anthropol.* 19, 59–68.
- Prüfer, K., Racimo, F., Patterson, N., Jay, F., Sankararaman, S., Sawyer, S., Heinze, A., Renaud, G., Sudmant, P.H., de Filippo, C., Li, H., Mallick, S., Dannemann, M., Fu, Q., Kircher, M., Kuhlwilm, M., Iachmann, M., Meyer, M., Ongyerth, M., Siebauer, M., Theunert, C., Tandon, A., Moorjania, P., Pickrell, J., Mullikin, J.C., Vohr, S.H., Green, R.E., Hellmann, I., Johnson, P.L.F., Blanche, H., Cann, H., Kitzman, J.O., Shendure, J., Eichler, E.E., Lein, E.S., Bakken, T.E., Golovanova, L.V., Doronichev, V.B., Shunkov, M.V., Derevianko, A.P., Viola, B., Slatkin, M., Reich, D., Kelso, J., Pääbo, S., 2014. The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature* 505, 43–49.
- Rae, T.C., Koppe, T., Stringer, C.B., 2011. The Neanderthal face is not cold adapted. *J. Hum. Evol.* 60, 234–239.
- Rabey, K.N., Green, D.J., Taylor, A.B., Begun, D.R., Richmond, B.R., McFarlin, S.C., 2015. Locomotor activity influences muscle architecture and bone growth but not muscle attachment site morphology. *J. Hum. Evol.* 78, 91-102.
- Radini, A., Buckley, S., Rosas, A., Estalrich, A., Rasilla, M. de la, Hardy, K., 2016. Neanderthals and Trees: Non-edible conifer fibres found in Neanderthal dental calculus suggests extra-masticatory activity. *Antiquity*. 90, 290-301
- Rak, Y., Kimbel, W.H., 1991. On the squamosal suture of KNM-WT 17000. *Am. J. Phys. Anthropol.* 85, 1–6.
- Rasilla, M. de la, Rosas, A., Cañaveras, J.C., Lalueza-Fox, C., 2011. La Cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias). Una investigación interdisciplinar de un grupo neandertal. *Excavaciones arqueológicas de Asturias. Monografías I. Gobierno del Principado de Asturias, Oviedo*.
- Rasilla, M. de la, Rosas, A., Cañaveras, J.C., Lalueza-Fox, C., Santamaría, D., Sánchez-Moral, S., Estalrich, A., García-Tabernero, A., Silva, P.G., Martínez, E., Santos, G., Martínez, L., Duarte, E., Huguet, R., Bastir, M., Fernández de la Vega, J., Suárez, P., Díez, A.B., Fernández Cascón, B., Cuezva, S., Fernández Cortés, Á., García Antón, E., Muñoz, C., Lario, J., Carrasco, P., Huerta, P., Ayarza, P., Álvarez Lobato, F., Rodríguez, L., Picón, I., Fernández, B., 2014. La cueva de El Sidrón (Piloña, Asturias). In: Sala, R. (Ed.). *Cazadores recolectores del Pleistoceno y Holoceno de la Península Ibérica y Estrecho de Gibraltar*. Universidad de Burgos- Fundación Atapuerca, Burgos, pp. 122-128.

- Reich, D., Green, R.E., Kircher, M., Krause, J., Patterson, N., Durand, E.Y., Viola, B., Briggs, A.W., Stenzel, U., Johnsons, P.L.F., Maricic, T., Goods, J.M., Marques-Bonet, T., Alkan, C., Fu, Q., Mallick, S., Li, H., Meyer, M., Eichler, E.E., Stoneking, M., Richards, M., Talamo, S., Shunkov, M.V., Derevianko, A.P., Hublin, J.-J., Kelso, J., Slatkin, M., Pääbo, S., 2010. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature* 468, 1053–1060.
- Reichel, H., Runge, H., Bruchaus, H., 1990. Die Seitendifferenz des Mineralgehaltes und der Breite am Radius und ihre Bedeutung für die Händigkeitsbestimmung an Skelettmaterial. *Z. Morph. Anthropol.* 78, 217–227.
- Rhodes, J.A., 2006. Adaptations to humeral torsion in medieval Britain. *Am. J. Phys. Anthropol.* 130, 160–166.
- Rhodes, J.A., 2007. Humeral torsion and retroversion in the literature: a reply to Larson. *Am. J. Phys. Anthropol.* 133, 820–821.
- Rhodes, J.A., Knüsel, C.J., 2005. Activity-related skeletal change in medieval humeri: cross-sectional and architectural alterations. *Am. J. Anthropol.* 128, 536–546.
- Rhodes, J.A., Churchill, S.E., 2009. Throwing in the Middle and Upper Paleolithic: inferences from an analysis of humeral retroversion. *J. Hum. Evol.* 56, 1–10.
- Richmond, B.G., Begun, D.R., Strait, D.S., 2001. Origin of human bipedalism: the knuckle-walking hypothesis revisited. *Am. J. Phys. Anthropol.* 116, 70–105.
- Richmond, B.G., Jungers, W.L., 2008. *Orrorin tugenensis* femoral morphology and the evolution of hominin bipedalism. *Science*. 319, 1662–1665.
- Ríos Frutos, L., 2005. Metric determination of sex from the humerus in a Guatemalan forensic sample. *Forensic Sci. Int.* 147, 153–157.
- Ríos, L., Rosas, A., Estalrich, A., García-Tabernero, A., Huguet, R., Bastir, M., Llidó, S., Sanchís-Gimeno, J., Dean, M.C., Pastor, J.F., 2014. Type A defect of the atlas in the Neandertals from El Sidrón (Asturias, Spain). 20th European Paleopathology Association Meeting Association. Lund, Suecia.
- Ríos, L., Rosas, A., Estalrich, A., García-Tabernero, A., Bastir, M., Huguet, R., Pastor, F., Sanchís-Gimeno, J.A., de la Rasilla, M., 2015. Possible Further Evidence of Low Genetic Diversity in the El Sidrón (Asturias, Spain) Neandertal Group: Congenital Clefts of the Atlas. *PloS one* 10, e0136550.
- Roach, N.T., Lieberman, D.E., Gill, T.J., IV, Palmer, W.E., Gill, T.J., III, 2012. The effect in humeral

- torsion on rotational range of motion in the shoulder and throwing performance. *J. Anat.* 220, 293–301.
- Roberts, M.B., Parfitt, S.A., 1999. Boxgrove: A middle Pleistocene Hominid site at Eartham Quarry, Boxgrove, West Sussex. Archaeological Report 17, London.
- Rodríguez, L., Cabo, L.L., Egocheaga, J.E., 2002. Breve Nota sobre el hioides neandertalense de Sidrón (Piloña, Asturias). In: Aluja, M.P. Malgosa, A., Nogués, R. (Eds.), *Antropología y Biodiversidad*. Universidad de Barcelona, Barcelona, pp. 484–493.
- Rodríguez, L., Carretero, J.M., García-González, R., Lorenzo, C., Gómez-Olivencia, A., Quam, R., Martínez, I., Gracia-Tellez, A., Arsuaga, J.L., 2016. Fossil hominin radii from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *J. Hum. Evol.* 90, 55–73.
- Rosas, A., 2001. Occurrence of Neandertal features in mandibles from the Atapuerca-SH site. *Am. J. Phys. Anthropol.* 114, 74–91.
- Rosas, A., 2010. Los Neandertales. CSIC-Catarata, Madrid.
- Rosas, A., 2012. Paleoantropología de la Península Ibérica: el Paleolítico. In: Menéndez, M. (Ed.), *Prehistoria Antigua de la Península Ibérica*. UNED, Madrid, pp. 121–201.
- Rosas, A., 2015. Los primeros homínidos. Paleontología Humana. CSIC Ed. Catarata. Madrid.
- Rosas, A., Bermúdez de Castro, J.M., Aguirre, E., 1991. Mandibles et dents d'Ibeas (Espagne) dans le contexte de l'évolution humaine en Europe. *L'Anthropologie* 95, 89–102.
- Rosas, A., Aguirre, E., 1999. Restos humanos neandertales de la cueva del Sidrón, Piloña, Asturias. Nota preliminar. *Estud. Geol.* 55, 181–190.
- Rosas, A., Fortea, J., de la Rasilla, M., Bastir, M., Martínez-Maza, C., 2004. Neanderthals from El Sidrón Cave (Asturias, Spain). Presentation of a new sample. *Am. J. Phys. Anthropol.* S123, 169.
- Rosas, A., Fortea, J., Rasilla, M. de la, Fernández-Colón, P., Hidalgo González, A., Lacasa Marquina, E., Martínez-Maza, C., García-Tabernero, A., Bastir, M., 2005. Restos neandertales de la Cueva de El Sidrón: una restauración al servicio de la investigación paleontológica. *PH Boletín del Instituto Andaluz del Patrimonio Histórico*. 53, 70–73.
- Rosas, A., Martínez-Maza, C., Bastir, M., García-Tabernero, A., Lalueza-Fox, C., Huguet, R., Ortiz, J.E., Julià, R., Soler, V., de Torres, T., Martínez, E., Cañaveras, J.C., Sánchez-Moral, S., Cuezva, S., Lario, J., Santamaría D., de la Rasilla, M., Fortea, J., 2006a. Paleobiology and comparative morphology of a late Neandertal sample from El Sidrón, Asturias, Spain. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103, 19266–19271.
- Rosas, A., Bastir, M., Martínez-Maza, C., García-Tabernero, A., Lalueza-Fox, C., 2006b. Inquiries into Neandertal cranio-facial development and evolution: 'accretion' vs 'organismic' models. In:

- Harvati, K., Harrison, T. (Eds.), *Neanderthals revisited: New approaches and perspectives*. Springer, Dordrecht, pp. 37-69.
- Rosas, A., Martínez-Maza, C., Bastir, M., García-Tabernero, A., Lalueza-Fox, C., Huguet, R., Estalrich, A., García-Vargas, S., Rasilla, M. de la, Fortea, J., 2007. Paleobiological aspects of El Sidrón (Asturias, Spain) Neandertals. *Am. J. Phys. Anthropol.* 132, 202.
- Rosas, A., Bastir, M., García-Tabernero, A., Rasilla, M. de la, Fortea, J., 2008a. Comparative morphology and morphometric assessment of the occipitals from the El Sidrón Neandertals (Asturias, Northern Spain). *Am J Phys Anthropol.* 135, 182-183.
- Rosas, A., Peña-Melian, A., García-Tabernero, A., Bastir, M., Rasilla, M. de la, Fortea, J., 2008b. Endocranial occipito-temporal anatomy of SD-1219 from the Neandertal El Sidrón site (Asturias, Spain). *Anat Rec.* 291, 502-512.
- Rosas, A., García-Tabernero, A., Estalrich, A., García-Vargas, S., Bastir, M., Lalueza-Fox, C., Huguet, R., Peña-Melian, A., Santamaría, D., Rasilla, M. de la, Fortea, J., 2011a. La imagen de los neandertales a la luz de los últimos descubrimientos. El caso de El Sidrón (Asturias). In: Fernández Caro, J.J., Baena Escudero, R. (Eds.), *Arqueología, Paleontología y Geomorfología del Cuaternario en España: X aniversario del seminario Francisco Sousa (La Rinconada, Sevilla)*. Ayto. de La Rinconada-AEQUA, Sevilla, pp. 95-122.
- Rosas, A., Huguet, R., Estalrich, A., García-Vargas, S., García-Tabernero, A., Bastir, M., Peña-Melián, A., 2011b. Fauna de macromamíferos en la Galería del Osario. In: de la Rasilla, M., Rosas, A., Cañaveras, J.C., Lalueza-Fox, C., (Eds.), *La Cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias). Una investigación interdisciplinar de un grupo neandertal. Excavaciones arqueológicas de Asturias. Monografías I. Gobierno del Principado de Asturias, Oviedo*, pp. 147-148.
- Rosas, A., Estalrich, A., García-Vargas, S., García-Tabernero, A., Bastir, M., Huguet, R., Peña-Melian, A., 2011c. Los fósiles neandertales de la cueva de El Sidrón. In: Rasilla, M. de la, Rosas, A., Cañaveras, J.C., Lalueza-Fox, C. (Eds.), *La cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias) Investigación interdisciplinar de un grupo neandertal. Consejería de Cultura y Turismo-Ediciones Trabe S.L.U., Oviedo: Gobierno del Principado de Asturias*, pp. 81-116.
- Rosas, A., Estalrich, A., García-Tabernero, A., Bastir, M., García-Vargas, S., Sánchez-Meseguer, A., Huguet, R., Lalueza-Fox, C., Peña-Melián, A., Kranioti, E.F., Santamaría, D., de la Rasilla, M., Fortea, J., 2012a. The Neandertals from El Sidrón (Asturias, Spain). Updating of a new sample. *Anthropologie* 116, 57-76.
- Rosas, A., Bastir, M., Estalrich, A., García-Tabernero, A., Huguet, R., Peña-Melian, A., Alarcón, J.A., Rasilla, M. de la., 2012b. A juvenile mandible from the El Sidrón (Asturias, Spain) site and the growth of the Neandertal craniofacial system. In: 2nd Annual Meeting of the ESHE, Vol., 1. *Evolution ESftsoH, Bordeaux*, pp. 151.

- Rosas, A., Estalrich, A., Lalueza-Fox, C., Huguet, R., García-Tabernero, A., García-Vargas, S., Bastir, M., Peña-Melián, A., Santamaría, D., Rasilla, M. de la, 2012c. Los Neandertales de El Sidrón (Asturias): contexto y paleobiología. In: Mateos-Cachorro, A., Perote-Alejandre, A. (Eds.), Visiones del ser humano: Del pasado al presente. Cátedra Tomás Pasual-CENIEH - Ed. ICM., Madrid, pp. 49-60.
- Rosas, A., Estalrich, A., García-Vargas, S., García-Tabernero, A., Huguet, R., Lalueza-Fox, C., de la Rasilla, M., 2013a. Identification of Neandertal individuals in fragmentary fossil assemblages by means of tooth associations: the case of El Sidrón (Asturias, Spain). *Comp. Rend. Palevol.* 12, 279–291.
- Rosas, A., Peña-Melián, A., García-Tabernero, A., Bastir, M., Rasilla, M. de la, 2013b. Temporal lobe surface anatomy and the bony relieves in the middle cranial fossa. The case of the El Sidrón (Spain) Neandertal sample. In: 3rd Annual Meeting of the ESHE, Vol., 2. Evolution ESftSoH, Vienna, 192.
- Rosas, A., Peña-Melián, A., García-Tabernero, A., Bastir, M., Rasilla, M. de la, 2014. Temporal Lobe Sulcal Pattern and the Bony Impressions in the Middle Cranial Fossa: The Case of the El Sidrón (Spain) Neandertal Sample. *Anat Rec.* 297, 2331-2341.
- Rosas, A., Pérez-Criado, L., Bastir, M., Estalrich, A., Huguet, R., García-Tabernero, A., Pastor, J.F., de la Rasilla, M., 2015. A geometric morphometrics comparative analysis of the Neandertal humeri (epiphyses-fused) from the El Sidrón cave site (Asturias, Spain). *J. Hum. Evol.* 82, 51–66.
- Rosas, A., Rodríguez-Perez, F.J., Bastir, M., Estalrich, A., Huguet, R., García-Tabernero, A., Pastor, J.F., de la Rasilla, M., 2016. Adult Neandertal clavicles from the El Sidrón site (Asturias, Spain) in the context of *Homo* pectoral girdle evolution. *J. Hum. Evol.* 95, 55–67.
- Ruff, C.B., 1991. Climate and body shape in early hominid evolution. *J. Hum. Evol.* 21, 81–105.
- Ruff, C.B., 1994. Morphological adaptation to climate in modern and fossil hominids. *Yearb. Phys. Anthropol.* 37, 65–107.
- Ruff, C.B., Walker, A., 1993. Body size and body shape. In: Walker, A., Leakey, R. (Eds.), *The Nariokotome Homo erectus skeleton*. Harvard University Press, Cambridge, pp. 234–265.
- Sánchez-Moral, S., Cañaveras, J.C., Lario, J., Cuezva, S., Silva, P.G.; Rasilla, M. de la, Fortea, J., 2007. Caracterización del relleno sedimentario de la Galería del Osario (cueva de El Sidrón, Asturias, España). In: Lario Gómez, J., Silva Barroso, P.G. (Eds.), *Contribuciones al Estudio del Periodo Cuaternario. XII Reunión Nacional de Cuaternario*, Ávila, pp. 123-124.
- Sanchez-Quinto, F., Lalueza-Fox, C., 2015. Almost 20 years of Neanderthal palaeogenetics: adaptation, admixture, diversity, demography and extinction. *Phil Trans R Soc B.* 370, 20130374.

- Santamaria, D., Fortea, J., de la Rasilla, M., Martínez, L., Martínez, E., Cañaveras, J.C., Sánchez-Moral, S., Rosas, A., Estalrich, A., García-Tabernero, A., Lalueza-Fox, C., 2010. The technological and typological behaviour of a Neanderthal group from El Sidrón cave (Asturias, Spain). *Oxford J. Archaeol.* 29, 119–148.
- Scheuer, L., Black, S., 2000. *Developmental Juvenile Osteology*. Academic Press, San Diego.
- Schmidt, M., 2011. Locomotion and postural behaviour. *Adv. Sci. Res.* 5, 23.
- Schmitt, D., Churchill, S.E., Hylander, W.L., 2003. Experimental evidence concerning spear use in Neandertals and early modern humans. *J. Archaeol. Sci.* 30, 103–114.
- Schmitz, R.W., Serre, D., Bonani, G., Feine, S., Hillgruber, F., Krainitzki, H., Päävo, S., Smith, F.H., 2002. The Neanderthal type site revisited: interdisciplinary investigations of skeletal remains from the Neander Valley, Proc. Natl. Acad. Sci. 99, 13342–13347.
- Schultz, A.H., 1937. Proportions, variability, and asymmetries of the long bones of the limbs and the clavicles in man and apes. *Hum. Biol.* 9, 281–328.
- Schwalbe, G., 1901. Der Neanderthalschädel. *Bonner Jahrbucher.* 106, 1–72.
- Semal, P., Rougier, H., Crevecoeur, I., Jungels, C., Flas, D., Hauzeur, A., Maureille, B., Germonpré, M., Bocherens, H., Pirson, S., Cammaert, L., De Clerk, N., Hambucken, A., Higham, T., Toussaint, M., van der Plicht, J., 2009. New data on the late Neandertals: direct dating of the Belgian Spy fossils. *Am. J. Phys. Anthropol.* 138, 421–428.
- Semenov, S.A., 1964. *Prehistoric technology*. Cory, Adams & Mackay. London
- Senut, B., 1980. New data on the humerus and joints in Plio-Pleistocene hominids. *Coll. Anthropol.* 4, 87–94.
- Senut, B., 1983. Les Hominidés plio-pléistocènes: essai taxinomique et phylogénétique à partir de certains os longs. In: *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, XIII^e Série. 10, 325–334.
- Senut, B., Tardieu, C., 1985. Functional aspects of Plio-Pleistocene hominid limb bones: implications for taxonomy and phylogeny. In: Delson E. (Ed.), *Ancestors: The Hard Evidence*. Alan R. Liss, New York, pp. 193–201
- Senut, B., Pickford, M., Gommery, D., Mein, P., Cheboi, K., Coppens, Y., 2001. First hominid from the Miocene (Lukeino formation, Kenya). *C. r. Acad. sci., Sâer. II Sci. terre planâetes.* 332, 137–144.
- Shreeve, J., 1995. *The Neanderthal Enigma: Solving the Mystery of Modern Human Origins*. William Morrow and Co., Nueva York.
- Shah, R.K., Trivdei, B.D., Patel, J.P., Shah, G.V., Nirvan, A.B., 2006. A study of angle of humeral

- torsion. *J. Anat. Soc. India* 55, 43–47.
- Shang, H., Trinkaus, E., 2010. The early modern human from Tianyuan Cave, China. Texas A&M University Press.
- Shaw, C.N., Stock, J.T., 2009a. Habitual Throwing and Swimming Correspond With Upper Limb Diaphyseal Strength and Shape in Modern Human Athletes. *Am. J. Phys. Anthropol.* 140, 160-172.
- Shaw, C.N., Stock, J.T., 2009b. Intensity, repetitiveness, and directionality of habitual adolescent mobility patterns influence the tibial diaphysis morphology of athletes. *Am. J. Phys. Anthropol.* 140, 149-159.
- Shaw, C.N., Hofmann, C.L., Petraglia, M.D., Stock, J.T., Gottschall, J.S., 2012. Neandertal Humeri May Reflect Adaptation to Scraping Tasks, but Not Spear Thrusting. *PLoS ONE*.7, e40349.
- Shea, J.J., Sisk, M.L., 2010. Complex projectile technology and *Homo sapiens* dispersal into western Eurasia. *PaleoAnthropology*.2010, 100-122.
- Sibley, C.G., Ahlquist, J.E., 1984. The phylogeny of the hominoid primates, as indicated by DNA-DNA hybridization. *J. Mol. Evol.* 20, 2-15.
- Silva, P.G., Santos, G., Carrasco, P., Huerta, P., Ayarza, P., Álvarez Lobato, F., Fernández Macarro, B., Standling, M., 2011. La geomorfología, topografía y prospección geofísica del complejo de El Sidrón. La búsqueda del lugar de procedencia de los restos fósiles. In: Rasilla, M. de la, Rosas, A., Cañaveras, J.C., Lalueza-Fox, C. (Eds.), *La cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias). Investigación interdisciplinar de un grupo neandertal*. Consejería de Cultura y Turismo-Ediciones Trabe S.L.U., Oviedo: Gobierno del Principado de Asturias, 75-80.
- Simons, E.L., Rasmussen, D.T., 1989. Cranial morphology of *Aegyptopithecus* and *Tarsius* and the question of the tarsier-anthropoidean clade. *Am. J. Phys. Anthropol.* 79, 1-23.
- Simpson, G.G., 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 85.
- Simpson, G.G., 1961. Principles of animal taxonomy. Columbia University Press, New York
- Simpson, G.G., 1963. The meaning of taxonomic statements. In: Washburn, S.L. (Ed.), *Classification and human evolution*. Aldine, Chicago, pp 1-31
- Singh, M., Manjary, M., Dellatolas, G., 2001. Lateral preferences among Indian school children. *Cortex*. 37, 231-241.
- Singhal, S., Rao, V., 2007. Supratrochlear foramen of the humerus. *Anat. Sci. Int.* 82, 105-107.

- Sládek, V., Berner, M., Sosna, D., Sailer, R., 2007. Human manipulative behavior in the Central European Late Eneolithic and Early Bronze Age: humeral bilateral asymmetry. *Am. J. Phys. Anthropol.* 133, 669–681.
- Sládek, V., Ruff, C.B., Berner, M., Holt, B., Niskanen, M., Schuplerová, E., Hora, M., 2016. The impact of subsistence changes on humeral bilateral asymmetry in Terminal Pleistocene and Holocene Europe. *J. Hum. Evol.* 92, 37–49.
- Slice, D.E., 2007. Geometric morphometrics. *A. Rev. Anthropol.* 36, 261–281.
- Solan, M., Day, M.H., 1992. The Baringo (Kapthurin) ulna. *J. Hum. Evol.* 22, 307–314.
- Sorensen, M.V., Leonard, W.R., 2001. Neandertal energetics and foraging efficiency. *J. Hum. Evol.* 40, 483–495.
- Stalling, D., Westerhoff, M., Hege, H.C., 2005. Amira: A highly interactive system for visual data analysis. In: Hansen, C., Johnson, C. (Eds.), *The Visualization Handbook*. Kluwer, Amsterdam, pp. 749–767.
- Staubesand J., 1988. *Sobotta: Atlas der Anatomie des Menschen*. Urban und Schwarzenberg, Baltimore.
- Stegmann Jr., A.T., Cerny, F.J., Holliday, T.W., 2002. Neandertal cold adaptation: physiologic and energetic factors. *Am. J. Hum. Biol.* 14, 566–583.
- Steele J., 2000. Handedness in past human populations: Skeletal markers. *Laterality.* 5, 193–220.
- Steele, J., Mays, S., 1995. Handedness and directional asymmetry in the long bones of the human upper limb. *Int. J. Osteoarchaeol.* 5, 39–49.
- Steele, J., Uomini, N.T., 2005. Humans, tools and handedness. In: Roux, V., Bril, B. (Eds.), *Stone knapping: The necessary conditions for a uniquely hominin behavior*. McDonald Institute for Archaeological Research, Cambridge, pp. 217–239.
- Stern Jr., J.T., 1975. Before bipedality. *Yrbk. Phys. Anthropol.* 19, 59–68.
- Steyn, M., Iscan, M.Y., 1999. Osteometric variation in the humerus: sexual dimorphism in South Africans. *Forensic Sci. Int.* 106, 77–85.
- Stock, J.T., Shirley, M.K., Sarringhaus, L.A., Davies, T.G., Shaw, C.N., 2013. Skeletal evidence for variable patterns of handedness in chimpanzees, human hunter–gatherers, and recent British populations. *Ann. New York Acad. Sci.* 1288, 86–99.
- Stringer, C., Gamble, C., 1993. *In search of the neanderthals*. Thames and Hudson, New York.
- Susman, R.L., 1991. Who made the Olduvian tools? Fossil Evidence for tool behavior in Plio-Pleistocene hominids. *J. Anthropol. Res.* 47, 129–149.

- Susman, R.L., 1994. Fossil evidence for early hominid tool use. *Science*. 265, 1570–1573.
- Susman, R.L., de Ruiter, D., Brain, C.K., 2001. Recently identified postcranial remains of *Paranthropus* and early *Homo* from Swartkrans Cave, South Africa. *J. Hum. Evol.* 41, 607–629.
- Thorpe, S.K., Crompton, R.H., 2006. Orangutan positional behavior and the nature of arboreal locomotion in Hominoidea. *Am. J. Phys. Anthropol.* 131, 384–401.
- Thorpe, S.K., Holder, R.L., Crompton, R.H., 2007. Origin of human bipedalism as an adaptation for locomotion on flexible branches. *Science*. 316, 1328–1331.
- Thould, A.K., Thould, B.T., 1983. Arthritis in Roman Britain. *Br. Med. J.* 287, 1909–1911.
- Tobias, P.V., 1967. Olduvai Gorge. The cranium and maxillary dentition of *Australopithecus* (*Zinjanthropus*) boisei, Vol 2. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tobias, P.V., 1971. Human skeletal remains from the Cave of Hearths, Makapansgat, Northern Transvaal. *Am. J. Phys. Anthropol.* 34, 335–368.
- Toussaint, M., Macho, G. A., Tobias, P.V., Partridge, T.C., Hughes, A.R., 2003. The third partial skeleton of a late Pliocene hominin (Stw 431) from Sterkfontein, South Africa: research articles. *S.Afr. J. Sci.* 99, 215–223.
- Trabazo, R., Egocheaga, J.E., 2002. Análisis tafonómico de los restos óseos humanos de la cueva de Sidrón, Asturias (NW Spain): II. Formación del depósito y edad relativa de los fósiles mandibulares. In: Aluja, M.P., Malgosa, A., Nogués, R. (Eds.), *Antropología y Biodiversidad*. Universidad de Barcelona, Barcelona, pp: 545–556.
- Trevor, J.C., 1963. The history of the word "brachiation" and problem of authorship in primate nomenclature. *Symp. Zool. Soc. London*. 10, 197–198.
- Trinkaus, E., 1980. Sexual differences in Neanderthal limb bones. *J. Hum. Evol.* 9, 377–397.
- Trinkaus, E., 1981. Neanderthal limb proportions and cold adaptation. In: Stringer, C.B (Ed.), *Aspects of Human Evolution*. London: Taylor and Francis, pp. 187–224.
- Trinkaus, E., 1983. *The Shanidar Neandertals*. Academic Press, London.
- Trinkaus, E., 2006. Modern human versus Neandertal evolutionary distinctiveness. *Curr. Anthropol.* 47, 597–620.
- Trinkaus, E., 2012. Brief communication: The human humerus from the Broken Hill Mine, Kabwe, Zambia. *Am. J. Phys. Anthropol.* 149, 312–317.
- Trinkaus, E., Churchill, S.E., 1988. Neandertal radial tuberosity orientation. *Am. J. Phys. Anthropol.* 75, 15–21.
- Trinkaus, E., Churchill, S.E., Ruff, C.B., 1994. Postcranial robusticity in *Homo*. II: humeral asymmetry

- and bone plasticity. *Am. J. Phys. Anthropol.* 93, 1–43.
- Tükenmez M., Demirel H., Perçin S., Tezeren G., 2004. Measurement of the carrying angle of the elbow in 2,000 children at ages six and fourteen years. *Acta Orthop. Traumatol. Turc.* 38, 274-276.
- Tuttle, R.H., 1967. Knuckle-walking and the evolution of Hominoid Hands. *Am. J. Phys. Anthropol.* 26, 171–206.
- Tuttle, R.H., 1969a. Knuckle-walking and the problem of human origins. *Science.* 166, 953.
- Tuttle, R.H., 1969b. Quantitative and functional studies on the hands of the Anthropoidea. I. The Hominoidea. *J. Morphol.* 128, 309-363.
- Tuttle, R.H., 1970. Postural, propulsive, and prehensile capabilities in the cheiridia of chimpanzees and other great apes. *The chimpanzee.* 2, 167-253.
- Ueda, S., Watanabe, Y., Saitou, N., Omoto, K., Hayashida, H., Miyata, T., Hisalima, H., Honjo, T., 1989. Nucleotide sequences of immunoglobulin-epsilon pseudogenes in man and apes and their phylogenetic relationships. *J. Mol. Biol.* 205, 85-90.
- Uomini, N.T., 2011. Handedness in Neanderthals. In: Conard, N.J., Richter, J. (Eds.), *Neanderthal Lifeways, Subsistence and Technology: One Hundred Fifty Years of Neanderthal Study. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology.* Springer, Netherlands, pp. 139–154.
- Vandermeersch, B., Trinkaus, E., 1995. The postcranial remains of the Régourdou 1 Neandertal: the shoulder and arm remains. *J. Hum. Evol.* 28, 439–476.
- Villote, S., Knüsel, C.J., 2013. Understanding enthesal changes: definition and life course changes. *Int. J. Osteoarchaeol.* 23, 135–146.
- Volpato, V., Macchiarelli, R., Guatelli-Steinberg, D., Fiore, I., Bondioli, L., Frayer, D.W., 2012. Hand to mouth in a Neandertal: right-handedness in Regourdou 1. *PLoS ONE.* 7, e43949.
- Walker, A., Leakey, R.E., 1993. *The Nariokotome Homo erectus skeleton.* Harvard University Press, Cambridge.
- Walter, R.C., 1994. Age of Lucy and the First Family: Single-crystal $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of the Denen Dora and lower Kada Hadar members of the Hadar Formation, Ethiopia. *Geology.* 22, 6-10.
- Ward, C., Leakey, M., Walker, A., 1999. The new hominid species *Australopithecus anamensis*. *Evol. Anthropol.* 7, 197-205.
- Ward, C.V., Leakey, M.G., Walker, A., 2001. Morphology of *Australopithecus anamensis* from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *J. Hum. Evol.* 41, 255–368.
- Washburn, S.L., 1963. Behaviour and human evolution. In: Washburn, S.L. (Ed.), *Classification and Human Evolution.* Viking Fund, New York, pp. 190-203.

- Weaver, T.D., 2003. The shape of the Neandertal femur is primarily the consequence of a hyperpolar body form. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100, 6926–6929.
- Weaver, T.D., 2009. The meaning of Neandertal skeletal morphology. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 16028–16033.
- Weaver, T.D., Roseman, C.C., Stringer, C.B., 2007. Were neandertal and modern human cranial differences produced by natural selection or genetic drift? *J. Hum. Evol.* 53, 135–145.
- Weiss, E., 2009. Sex differences in humeral bilateral asymmetry in two hunter-gatherer populations: California Amerinds and British Columbian Amerinds. *Am. J. Phys. Anthropol.* 140, 19–24.
- Wenban-Smith, F.F., 1997. Raiders of the lost part. *Lithics*, 17, 87–90.
- Westergaard, G.C., Kuhn, H.E., Suomi, S.J., 1998. Bipedal posture and hand preference in humans and other primates. *J. Com. Psychol.* 112, 55.
- White, T.D., Suwa, G., Asfaw, B., 1994. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature*. 371, 306.
- White, T.D., Asfaw, B., Beyene, Y., Haile-Selassie, Y., Lovejoy, C.O., Suwa, G., Wolde Gabriel, G., 2009. *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science*. 326, 64–86.
- White, T.D., Black, M.T., Folkens, P.A., 2011. *Human Osteology*. Oxford Elsevier Academic Press, Oxford.
- White, T.D., Lovejoy, C.O., Asfaw, B., Carlson, J.P., Suwa, G., 2015. Neither chimpanzee nor human, *Ardipithecus* reveals the surprising ancestry of both. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 4877–4884.
- Wilczak, C.A., 1998. Consideration of sexual dimorphism, age, and asymmetry in quantitative measurements of muscle insertion sites. *Int. J. Osteoarchaeol.* 8, 311–325.
- Wood, B., 1991. Koobi Fora Research Project. *Hominid Cranial Remains*. Vol. 4, Oxford University Press, Oxford.
- Wood, B.A., Collard, M., 1999a. The human genus. *Science* 284, 65–71.
- Wood, B.A., Collard, M., 1999b. The changing face of genus *Homo*. *Evol. Anthropol.* 8, 195–207.
- Wood, R.E., Higham, T.F., De Torres, T., Tisnérat-Laborde, N., Valladas, H., Ortiz, J.E., Lalueza-Fox, C., Sánchez-Moral, S., Cañaveras, J.C., Rosas, A., Santamaría, D., de la Rasilla, M., 2013. A new date for the neanderthals from El Sidrón cave (Asturias, northern Spain). *Archaeometry* 55, 148–158.
- Wrangham, R., Pilbeam, D., 2002. African apes as time machines. In: Galdikas, B.M.F., Erickson Briggs, N., Sheeran, L.K., Shapiro, G.L., Goodall, J. (Eds.), *All apes great and small*. Kluwer Academic Publishers, New York, pp. 5–17.

- Yokley, T.R., Churchill, S.E., 2006. Archaic and modern human distal humeral morphology. *J. Hum. Evol.* 51, 603–616.
- Young, N.M., Capellini, T.D., Roach, N.T., Alemseged, Z., 2015. Fossil hominin shoulders support an African ape-like last common ancestor of humans and chimpanzees. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 11829–11834.
- Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., Sheets, H.D., 2004. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Elsevier Academic Press, New York and London.
- Zuckerkandl, E. 1963. Perspectives in molecular anthropology. *Classification and human evolution*, 243–272.
- Zumwalt A., 2006. The effect of endurance exercise on the morphology of muscle attachment sites. *J. Exp. Biol.* 209, 444–454.

ANEXOS



**Investigación paleoantropológica de los fósiles
neandertales de El Sidrón (Asturias, España)**

Paleoanthropological research of the neandertal fossils from El Sidrón (Asturias, Spain)

Rosas, A.⁽¹⁾; Estalrich, A.⁽¹⁾; García-Tabernero, A.⁽¹⁾; Huguet, R.⁽²⁾;
Lalueza-Fox, C.⁽³⁾; Ríos, L.⁽¹⁾; Bastir, M.⁽¹⁾; Fernández-Cascón, B.⁽¹⁾;
Pérez-Criado, L.⁽¹⁾; Rodríguez-Pérez, F.J.⁽¹⁾; Ferrando, A.⁽¹⁾;
Fernández-Cerezo, S.⁽¹⁾; Sierra, E.⁽¹⁾ y de la Rasilla, M.⁽⁴⁾

¹Grupo de Paleoantropología, Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC; José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid. arosas@mncn.csic.es

²Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social (IPHES) (Unidad Asociada al CSIC) Universitat Rovira i Virgili (URV), Campus Catalunya, Avinguda de Catalunya, 35, 43002 Tarragona.

³Instituto de Biología Evolutiva, CSIC-UPF, Dr. Aiguader 88, 08003 Barcelona.

⁴Área de Prehistoria, Departamento de Historia, Universidad de Oviedo, Oviedo.

Resumen

Tras 13 campañas de excavación metódica, y una vez concluidos definitivamente los trabajos de campo en la Galería del Osario de la cueva de El Sidrón (Asturias, España), se presenta una breve evaluación de las investigaciones paleoantropológicas realizadas. Los restos neandertales recuperados ascienden a más de 2550, a los que hay que sumar las 400 piezas de industria lítica musteriense y los muy escasos restos de fauna; asociación que hace de este yacimiento un lugar muy singular. Análisis sedimentológicos, tafonómicos y estructurales del karst aclaran que el depósito fosilífero se encuentra en posición secundaria y procede, por desplazamiento en masa, de una galería/abrigo de un nivel superior. Todas las partes del esqueleto están representadas y se han identificado 13 individuos: 7 adultos (3 masculinos, 4 femeninos), 3 adolescentes (2 masculinos, 1 femenino), 2 juveniles masculinos y un infantil. En la actualidad, la colección de El Sidrón constituye la muestra de neandertales más numerosa y diversa de la Península Ibérica y permite abordar estudios sistémicos sobre el *tempo* y modo de aparición de los caracteres derivados en el linaje neandertal. El amplio programa de investigación paleobiológica emprendido abarca los diferentes niveles de organización biológica, desde los anatómicos macroscópicos al molecular. En este último destaca especialmente la extracción de secuencias de ADN, con participación de El Sidrón en los proyectos genoma y exoma neandertal, además de la caracterización de los haplotipos de ADN mitocondrial de 12 indivi-



duos. Los resultados genéticos, ratificados por datos osteológicos, definen a los neandertales de El Sidrón como un grupo homogéneo, con estrechos lazos familiares entre sus individuos. Finalmente, las numerosas evidencias del tratamiento antrópico de los restos hacen de El Sidrón un ejemplo paradigmático de prácticas de canibalismo entre los neandertales.

Palabras clave: neandertal; fósil; paleoantropología; karst; canibalismo; ADN antiguo.

Abstract

The archaeological project in the Gallery of the Osario of the cave of El Sidrón (Asturias, Spain) has recently concluded after 13 field seasons of detailed, methodical excavation. We present here a summary of the lines of research and the paleoanthropological studies carried out to date, as well as a brief perspective of the ongoing investigations. More than 2550 neandertal fossil remains have been recovered from this singular deposit, together with 400 pieces of Mousterian lithic industry, and less than 60 non-human remains. Sedimentological, taphonomic and structural analyses of the karst clarify that this fossil assemblage is in a secondary position and comes by mudflow from a gallery/shelter located in a superior level of the karst. All the skeletal parts are represented, and 13 individuals have been identified: 7 adults (3 males, 4 females), 3 adolescents (2 males, 1 female), 2 male juveniles and an infant. The El Sidrón collection constitutes the most numerous and diverse neandertal sample of the Iberian Peninsula, allowing systemic studies on *tempo* and modo of appearance of the derived characters in the neandertal lineage. The wide undertaken paleobiological research program includes the study of the different levels of biological organization, from demographic and evolutionary dynamics to molecular aspects. With regard to the latter, the extraction of DNA sequences has played a central role, with the characterization of the mt-DNA haplotype of 12 individuals, and with the inclusion of samples from El Sidrón in the Neandertal Genome and Exome projects. Results from the genetic and osteological studies define El Sidrón neandertals as a homogenous group, with narrow kinship bonds between their individuals. Finally, the numerous evidences of human-induced treatment of the bones make of El Sidrón a paradigmatic example of practices of cannibalism between the neandertals.

Key words: neandertal; fossil; paleoanthropology; karst; cannibalism; ancient DNA.

1. Introducción

En la actualidad, los fósiles de El Sidrón constituyen la colección de restos neandertales más completa hallada en la Península Ibérica y ha pasado a ser una de las más significativas a escala mundial. Estos fósiles han venido a llenar una escasez secular de restos neandertales en el registro paleoantropológico español. Afortunadamente, otros yacimientos ibéricos han deparado también en los últimos años buenas colecciones de restos neandertales, entre los que cabe citar a los de Cabezo Gordo en Murcia; Bolomor, Cova Negra y Cova Foradà en Valencia, Pinilla del Valle en Ma-

drid, Valdegoba en Burgos o Cova del Gegant en Barcelona (ver revisión de Rosas, 2012); y a los que podríamos sumar los portugueses del sistema kárstico de Almonda (Torres Novas) (ver contexto en Hoffman *et al.*, 2012). Juntos complementan un registro y una imagen previamente inexistente en el panorama paleoantropológico tradicional ibérico, dando lugar a un incremento exponencial en el número de trabajos científicos publicados.

Desde la primera publicación científica sobre los primeros restos óseos neandertales hallados en la cueva asturiana de El Sidrón (Rosas y Aguirre, 1999), la incipiente colec-

ción despertó la curiosidad de especialistas y aficionados. Fue, sin embargo, tras el inicio de las excavaciones sistemáticas iniciadas en el año 2000 (Fortea *et al.*, 2003), cuando esta colección ha llegado a ocupar un lugar relevante en el campo de la paleontología humana (Rosas *et al.*, 2004; 2006a; 2011a; 2013a; Lalueza-Fox *et al.*, 2005; 2007; 2012a; Green *et al.*, 2010; Rasilla *et al.*, 2014), atrayendo además un continuado interés de los medios de comunicación. En el año 2014 tuvo lugar la última campaña arqueo-paleontológica, una vez agotado el yacimiento. Así, finalizados los trabajos de excavación metódica en la Galería del Osario de la cueva de El Sidrón, presentamos aquí un breve balance de estos años de investigación.

2. Relevancia de investigar a los neandertales

Los neandertales son un linaje humano fósil, clasificado como *Homo neanderthalensis*, que habitó extensas áreas de la mitad occidental del gran continente euroasiático. Su origen como especie se estima que tuvo lugar hace unos 250.000 años, y su extinción en el entorno de los 40.000 años, salvo quizá la persistencia de algún grupo relictos. Tanto por su anatomía como por su cronología, los neandertales se sitúan como la especie de homínidos evolutivamente más cercana a la nuestra (*H. sapiens*); y de ahí su papel central, tanto en ámbitos científicos como en la sociedad en general (Stringer and Gamble, 1993; Shreeve, 1995; Rosas, 2010).

Esta proximidad evolutiva sirve de referencia para testar hipótesis científicas sobre el *cuándo* y el *por qué* aparecieron las características propiamente sapiens (por ejemplo, cuándo apareció el prolongado periodo de crecimiento típico de los humanos modernos). Así, una vez descartado que los neandertales hayan sido antepasados de los humanos modernos, hoy en día se aplica una lógica evolutiva que establece que dos especies relacionadas comparten un último antepasado común (UAC), más o menos próximo. Cuanto más reciente

sea ese UAC mayor especificidad se puede deducir de la comparación de las formas relacionadas. En el caso que nos ocupa, la lógica es la siguiente: si sapiens y neandertales hemos compartido un UAC más o menos reciente, entonces los rasgos que compartimos con los neandertales son los heredados de ese UAC (a menos que sean rasgos convergentes). Por el contrario, los rasgos distintivos de ambos grupos (no compartidos) habrán surgido en la evolución específica de cada linaje desde ese UAC. De este modo se pretende identificar lo inequívocamente “humano”. El importante proyecto Genoma Neandertal ilustra perfectamente este enfoque. Para comprender e identificar los rasgos que definen a *H. sapiens*, este proyecto se planteó usar la referencia neandertal para identificar y aislar los rasgos genéticos que nos hacen específicamente humanos (aquellos derivadas que no son neandertales) (Green *et al.*, 2010; Burbano *et al.*, 2010). En este proyecto los fósiles de El Sidrón aportaron una valiosa información dado su elevado contenido en ADN antiguo (ver Lalueza-Fox *et al.*, 2012b).

Por otro lado, debido a la dispersión (y escasez) de restos fósiles de neandertales, es frecuente que los estudios morfológicos, paleobiológicos y de comportamiento reúnan en una misma muestra individuos muy dispares, procedentes de yacimientos separados por miles de kilómetros y distanciados en decenas de milenios. La colección de El Sidrón, con su relativa abundancia de individuos y proximidad biológica, permite acometer estudios de variación anatómica, etológica y paleogenética de un mismo grupo natural, circunstancia hasta ahora casi inabordable. Es en este contexto donde, de una forma u otra, los neandertales de El Sidrón están ayudando a matizar aspectos relevantes relacionados con nuestra evolución más reciente.

3. Antecedentes de la excavación

El hallazgo de los primeros restos humanos precedentes de la cueva de El Sidrón se vio rodeado de peculiares avatares, conveniente-

mente detallados en Fortea *et al.* (2003; 2009) y Rasilla *et al.* (2011). En resumen, los primeros fósiles fueron descubiertos por espeleólogos y llevados a la Guardia Civil, quién procedió al levantamiento *in situ* de algunos otros restos (n=295; que recibieron posteriormente la notación SDR). Una vez en manos judiciales, se enviaron al Instituto Anatómico Forense con sede en Madrid, donde fueron identificados como restos neandertales (Prieto y Abenza 1999 a y b; Prieto, 2001; 2005). Una vez los restos retornaron a Asturias, los extraídos por la Guardia Civil fueron objeto de unos primeros estudios antropológicos en la facultad de Biología de la Universidad de Oviedo (Egocheaga, 2007; Egocheaga y Sierra 2002; 2005; Egocheaga *et al.*, 2000; 2004; Rodríguez *et al.*, 2002; Trabazo y Egocheaga, 2002). En el año 2000, el profesor Javier Fortea acometió la excavación reglada y científica de la Galería del Osario (Fortea *et al.*, 2003, Rasilla *et al.*, 2011) y un estudio multidisciplinar del registro que, salvo en el año 2003, ha continuado en campañas anuales hasta la última de 2014. Como resultado de estos trabajos se han recuperado más de 2250 restos (con la notación SD) pertenecientes a 13 individuos. De los fósiles recobrados, un componente significativo corresponde a restos de pequeño tamaño, muchos no identificables; si bien se han encontrado piezas de entidad tales como 4 mandíbulas, 3 maxilares, restos de cráneo, abundantes huesos largos, 232 piezas dentales, 1 hioides, entre otros elementos. Destaca la conservación de un esqueleto parcial perteneciente a un individuo juvenil, además de varios elementos esqueléticos en conexión anatómica (Rosas *et al.*, 2006a; 2012a).

4. Contexto de los fósiles

Todos los restos óseos e instrumentos líticos proceden de la Galería del Osario, cuyo acceso público quedó protegido con una verja desde el comienzo de las intervenciones arqueológicas. Dicha galería se ubica en el interior del sistema kárstico de la cueva de El Sidrón, estructurado en cuatro niveles con una directriz principal E-O, excavado en el seno

de un macizo rocoso de conglomerados calcáreos muy cementados de edad paleógena, entre los que se intercalan niveles de areniscas y arcillas arenosas menos resistentes. El depósito fosilífero se localiza en el segundo nivel, constituido por la Galería del Río, como eje principal, y sus tributarios transversales, entre ellos la Galería del Osario (Figura 1). Dispuesta en el lateral sur del eje principal del karst (Galería del Río), a unos 220 m de la entrada de La Tumba (Rasilla *et al.*, 2011), la Galería del Osario forma una estrecha galería con buen desarrollo vertical, en cuyo techo se localizan morfologías de disolución; cúpulas y tubos más o menos inclinados así como entradas obturadas con sedimentos que comunican con galerías superiores (Sánchez-Moral *et al.*, 2007; Silva *et al.*, 2011).

El relleno sedimentario acumulado en la Galería del Osario muestra una alta complejidad (Sánchez-Moral *et al.*, 2007; Cañaveras *et al.*, 2011). La unidad con restos óseos y líticos consiste en un depósito en masa (*mudflow*) compuesto por una mezcla caótica de cantos, fango y agua, con una fricción mínima entre sus elementos, incluidos los huesos, lo que favoreció una buena conservación durante su transporte y acumulación. En otros términos, se trata de un depósito producto de un flujo gravitatorio de alta densidad y viscosidad que se generó como un evento rápido de alta energía (Cañaveras *et al.*, 2011). El flujo de detritos que introdujo los restos óseos en la Galería del Osario se desencadenó y cesó de forma relativamente rápida depositando en un solo episodio todo el material transportado desde algún nivel superior del karst.

Complementario a lo anterior, el estado de conservación de los restos óseos es indicativo de que estos provienen del exterior, aunque debieron estar en un ambiente protegido (tal como un abrigo rocoso, zona de entrada a una galería, etc.) y su permanencia en condiciones superficiales fue corta, dados los escasos signos de alteración (marcas de raíces, mordeduras de carnívoros) que presentan las muestras. En resumen, una masa de material suelto situado en esa cavidad/galería superior

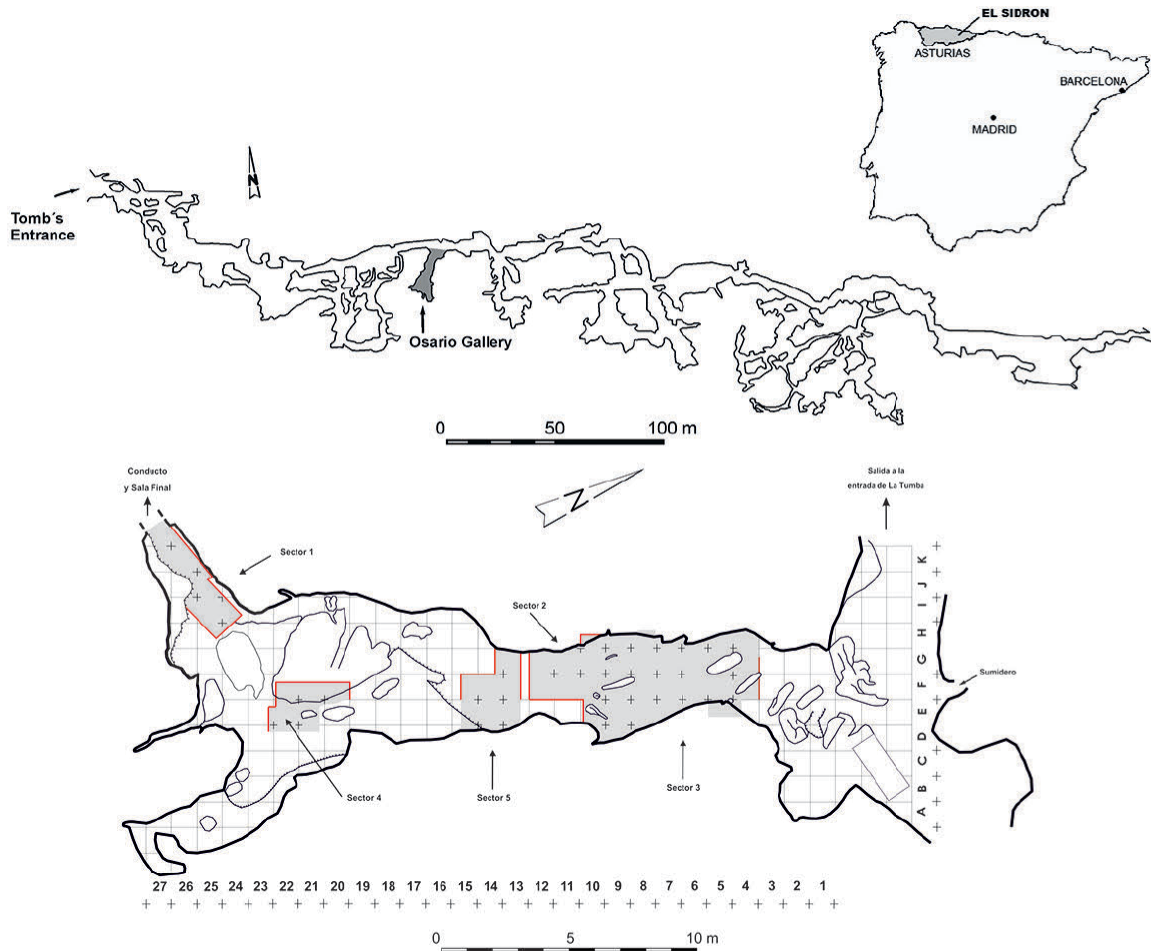


Figura 1: Localización de la Cueva de El Sidrón (Borines, Concejo de Piloña) y plano del sistema kárstico y localización de la Galería del Osario donde se ha recuperado la colección de fósiles humanos neandertales. En mayor detalle, la Galería del Osario con la cuadrícula arqueológica proyectada y accidentes rocosos precuaternarios (Dibujo D. Santamaría y E. Duarte).

Figure 1: El Sidrón cave location (Borines, Concejo de Piloña, northern Spain), karstic system map, and Galería del Osario, where the neandertal fossil collection was recovered. In detail, the archaeological grid and pre-quaternary rocks of site projected (illustration by D. Santamaría y E. Duarte).

(Silva *et al.*, 2011), se introdujo agua abajo en la cueva en forma de un episodio único, posiblemente un evento de tormenta.

Las piezas de industria lítica encontradas (sílex, cuarcita), si bien no muy numerosas (unas 400), son de tipología musteriense (Fortea *et al.*, 2003; Santamaría *et al.*, 2010; Rasilla *et al.*, 2011). Presentan el interés de remontar en un elevado porcentaje, pudiéndose reconstruir con precisión la secuencia de talla por la que fueron extraídas. Están, al igual

que los huesos, en posición secundaria, por lo que es lógico pensar que entraron en el mismo evento que los fósiles (Santamaría *et al.*, 2010). La fauna asociada es muy escasa y prácticamente testimonial, sin encontrarse asociación evidente con los fósiles humanos (Rosas *et al.*, 2011b). Algunos restos de mamíferos han sido hallados también en otros puntos del sistema kárstico (incluido la Galería de Osario) aunque sin ninguna relación detectable con los fósiles neandertales.

Dado el carácter eminentemente paleoantropológico de este artículo, remitimos al lector interesado en los aspectos más geológicos a las publicaciones especializadas. Respecto al contexto temporal, tras el empleo de diversas técnicas de datación, se puede concluir una antigüedad próxima a los 49.000 años (48.400 ± 3200 BP) (de Torres *et al.*, 2010; Wood *et al.*, 2013), lo cual lo sitúa entre los eventos H4 y H5 de Heinrich del estadio paleoclimático MIS 3. Es precisamente este último periodo glacial del que proceden un buen porcentaje de los llamados «neandertales clásicos», entre los cuales podemos situar al grupo de El Sidrón.

5. Características de la muestra de El Sidrón

Los fósiles aparecen la mayor parte de las veces envueltos en una costra calcárea, con abundante material detrítico fino adherido. Esto ha exigido un método de extracción de la concreción tanto mecánica (con vibroincisor, bisturí y fibra de vidrio), como mediante el empleo de ácidos orgánicos a bajas concentraciones para ayudar en la disolución de las costras (Rosas *et al.*, 2005; Fernández-Cascón *et al.*, 2010; 2015). En paralelo, se ha iniciado un programa de reproducción de réplicas por técnicas de prototipado rápido y posterior tratamiento artístico, algunas de las cuales están expuestas de forma permanente en el Museo de Oviedo y el Museo Arqueológico Nacional, además de las exposiciones temporales, la itinerante *Los 13 de El Sidrón* y la de *Homenaje a Emiliano Aguirre* en el MNCN (2015).

Por lo general, el estado de conservación es fragmentario, lo que desde el punto de vista del estudio anatómico representa un grave inconveniente. Sin embargo, desde el punto de vista tafonómico, el conjunto resulta especialmente atractivo dadas las causas principalmente antrópicas de su fracturación. El Sidrón es un ejemplo paradigmático de prácticas de canibalismo en los grupos neandertales (Rosas *et al.*, 2006a; 2011c; Huguet *et al.*, en prep.). Falta por aclarar el modelo de antropofagia practicada, si se trata de endo-

exocanibalismo, y si estamos ante una práctica exclusivamente alimenticia, o si encierra además elementos bélicos o simbólicos y/o de ritual.

Todos los huesos del esqueleto están representados, lo que no quiere decir que todos los esqueletos estén completos. Muy al contrario, a veces la representación de elementos es baja. Así los mejor representados son los dientes, seguidos de húmeros y fémures, si bien el grado de fracturación de estos últimos es elevado. Es además frecuente la aparición de restos en conexión anatómica.

6. Los 13 individuos de El Sidrón

Mediante la interconexión de piezas dentales aisladas y ocasionalmente agrupadas en mandíbulas y maxilares, junto con elementos postcraneales en el caso de individuos inmaduros, se han podido identificar 13 individuos (Figura 2) (Rosas *et al.*, 2012a; 2013a). La edad y el sexo de los mismos fue establecido a través del estado de desarrollo (de la dentición y de algunos elementos óseos) y el tamaño de los caninos, respectivamente, lo que nos ha permitido detectar 7 adultos (4 femeninos y 3 masculinos), 3 adolescentes (2 masculinos y 1 femenino), 2 juveniles masculinos y un infantil. El diagnóstico sexual fue posteriormente ratificado mediante identificación paleogenética de fragmentos del cromosoma Y, realizada por vez primera en restos neandertales (Lalueza-Fox *et al.*, 2011a).

Uno de los objetivos del proyecto ha sido el “personalizar” a cada uno de estos individuos, definiendo el mayor número posible de rasgos distintivos, tanto físicos como de comportamiento, que ayuden a caracterizar al sujeto más allá de las generalidades de su grupo o especie.

7. Líneas de investigación y resultados

El programa de investigación emprendido en la muestra aborda el análisis de los diferen-

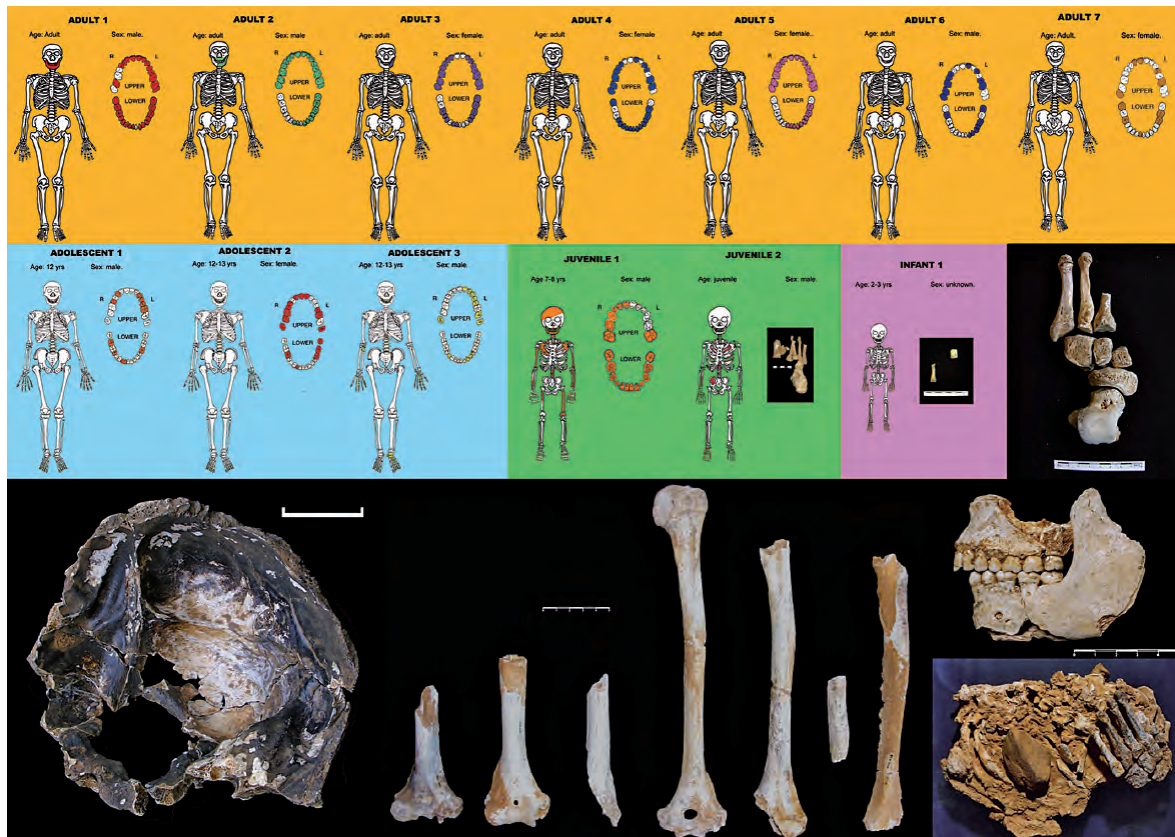


Figura 2: Esquemas de los elementos asignados a cada uno de los 13 individuos identificados en el yacimiento de El Sidrón, representados por colores según su clase de edad. Abajo, imágenes de alguno de los restos óseos más representativos recuperados. Elementos de un pie de individuo adolescente, hueso occipital (SD-1219), restos de húmero, mandíbula y maxilar asociado del Adulto 3 y bloque de concreción calcárea (SD-437) que integra 21 restos dentales además de: a) parte de un pie y b) un segmento de columna vertebral y costillas asociadas, ambos en conexión anatómica.

Figure 2: Schematic drawings of the 13 neandertal individuals identified at El Sidrón site, with the skeletal elements assigned to each other. Colours represent age ranks. Below, pictures of some of the most representative fossil remains: Adolescent's foot, occipital bone (SD-1219), humerus, mandible and maxilla belonging to Adult 3, and a calcrete brick (SD-437) covering a total of 21 teeth plus a partial foot and a section of the rib cage, both in anatomical connection.

tes niveles de la organización biológica: el nivel molecular con la extracción y secuenciación del ADN; el nivel histológico mediante la elaboración de lámina fina e histología de superficie (Martínez-Maza *et al.*, 2011); el nivel morfológico (Rosas *et al.*, 2006b; 2008a; 2012b; Bastir *et al.*, 2010; 2015), el nivel orgánico centrado en la paleoneurología (Peña-Melián *et al.*, 2011, Rosas *et al.*, 2008b; 2013b; 2014), sistémico y fisiológico por ejemplo del aparato respiratorio (Bastir *et al.*, 2013; 2015), poblacional y evolutivo (Rosas *et al.*, 2006a; 2012c).

7.1 Estado de preservación y análisis de ADN

Sin duda, uno de los aspectos que más relieve han conferido a El Sidrón han sido los estudios pioneros en el área de la paleogenética. Tres factores han concurrido. Por un lado, la voluntad clara del equipo de acometer la extracción y análisis del ADN antiguo, en un momento histórico en el que se estaban desarrollando estas técnicas, incluida la colaboración con equipos internacionales de primera línea, en especial con el Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology. Por otro, la buena

preservación de ADN en las muestras (algunas veces, con una abundante proporción de ADN de posible origen microbiano). Y, finalmente, la implementación de técnicas novedosas de excavación, con el denominado “protocolo de excavación limpia” (Figura 3). Tal protocolo consiste en el genotipado del personal investigador implicado en el manejo de los restos, equipamiento de los excavadores con trajes



Figura 3: Protocolo de excavación limpia implementado para evitar la contaminación de los restos neandertales extraídos de la Galería del Osario (Cueva de El Sidrón) con el ADN humano de los excavadores y posteriores manipulaciones. En la imagen se aprecia a un excavador con el traje, guantes y máscara sujetando la nevera portátil que transportará el resto fósil a bajas temperaturas hasta su congelación a -20°C . El instrumental de excavación (segundo plano) ha sido, a su vez, previamente desinfectado con lejía.

Figure 3: Clean excavation protocol developed to avoid contamination by modern human DNA (from the palaeontologists and archaeologists) of the neandertal remains unearthed at Galería del Osario (El Sidrón cave). As it is shown in the picture, the worker wears a special suit, gloves and mask while holding the portable icebox to keep the fossil cold, until its final destination where it will be frozen at -20°C . Excavation instrumental (at the back of the worker) was previously bleached to avoid further contamination.

y guantes estériles, uso de máscaras, lavado del material de excavación con lejía, extracción del fósil e inmediato mantenimiento en frío, hasta su posterior congelación a -20°C (Fortea *et al.*, 2008).

Durante estos años se ha acometido el estudio de ADN mitocondrial (ADNmt), aportando datos sobre el modelo filogeográfico y de variación intragrupal en las poblaciones neandertales (Lalueza-Fox *et al.*, 2005; 2006; Briggs *et al.*, 2009). Además se han secuenciado genes específicos, tales como el FOXP2 o MC1R, con posible valor adaptativo (Krause *et al.*, 2007; Lalueza-Fox *et al.*, 2007, Maricic *et al.*, 2013), y se ha caracterizado el grupo sanguíneo AB0 en neandertales (Lalueza-Fox *et al.*, 2008), o la capacidad de percepción del gusto amargo en algunos individuos (Lalueza-Fox *et al.*, 2009). Otro hito ha sido la incorporación de la muestra de El Sidrón al proyecto Genoma Neandertal (Green *et al.*, 2010) y a la reciente publicación del Exoma Neandertal (Castellano *et al.*, 2014). Una extensa síntesis de todos estos resultados y su contexto puede consultarse en Lalueza-Fox *et al.*, (2012b) y Sánchez-Quinto y Lalueza-Fox (2015).

Un resultado fundamental alcanzado mediante el análisis de muestras de ADNmt de El Sidrón ha sido la determinación de nexos familiares estrechos entre los individuos del grupo (Lalueza-Fox *et al.*, 2011a). En particular, los hombres comparten todos el mismo haplotipo mitocondrial mientras que todas las mujeres lo tienen distinto. Este hecho permite dos inferencias clave. Por un lado, que se trata de un grupo neandertal con estrechos lazos familiares, en especial entre los varones. Y por otro que tales grupos practicarían la estrategia de la patrilocidad. Es decir, la permanencia de los hombres en el territorio paterno y el cambio de grupo de algunas mujeres jóvenes (Lalueza-Fox *et al.*, 2011a y b).

Desde una perspectiva demográfica, la evidencia paleogenética obtenida del estudio de material de El Sidrón, y de otros yacimientos como los de Vindija (Croacia) y Denisova (Montes de Altai, Siberia), indican que el em-

pareamiento entre individuos genéticamente próximos puede haber sido más común en neandertales que en humanos actuales (ver Sánchez-Quinto y Lalueza Fox, 2015). Estos resultados se ven ratificados por el hallazgo en los restos de El Sidrón de frecuencias relativamente altas de anomalías congénitas que en las poblaciones de *H. sapiens* aparecen en muy baja frecuencia. Dos ejemplos lo ilustran. Por un lado, la retención de caninos de leche en dos individuos (Dean *et al.*, 2013), o la presencia de defectos en la osificación de la primera vértebra cervical en otros dos (quizá tres) individuos (Ríos *et al.*, 2014; 2015). En conclusión, los neandertales de la zona y cronología de El Sidrón probablemente vivían en pequeños grupos, relativamente aislados y con una baja diversidad genética.

7.2 Evolución de caracteres anatómicos

Si bien estos estudios nos dan una visión general de la variación de la especie, resulta difícil evaluar el significado real de dicha variación a una escala en la que puedan operar factores selectivos en un ambiente concreto. En este sentido, El Sidrón nos aporta datos de un grupo homogéneo y contemporáneo de homínidos de anatomía arcaica, del que conocemos algunas de sus relaciones interpersonales, y de ahí su relevancia.

Desde el descubrimiento de los primeros restos neandertales a mediados del siglo XIX una cuestión relevante ha sido el determinar si estos humanos prehistóricos constituían una especie distinta a la nuestra, o se trataba de una variedad más de entre las muchas que encontramos en *H. sapiens*. Para tratar de dilucidar esta cuestión, aún vigente, la paleoantropología ha procedido a la comparación sistemática de la anatomía de los restos neandertales con la de los humanos actuales. Tal ejercicio ha llevado a la identificación de un buen número de caracteres distintivos entre ambos grupos. Al extender estas comparaciones con otras especies de primates, los rasgos que definen la peculiar anatomía de los neandertales han recibido el nombre colectivo de

“caracteres neandertales”. Tales rasgos, por su singularidad, han sido interpretados como adaptaciones específicas de estos humanos a condiciones ambientales concretas. En particular, a los ambientes fríos propios de la llamada última glaciación (en concreto, final del MIS 5, MIS 4 y 3). Sin embargo, al completarse el registro fósil humano, muy en especial con el hallazgo de restos del Pleistoceno Inferior y Medio europeo, se ha comprobado que los llamados rasgos neandertales aparecen ya en poblaciones muy antiguas, previas al hipotético UAC neandertales - sapiens (Bermúdez de Castro *et al.*, 2012; 2015). Tal circunstancia ha desembocado en la necesidad de determinar cuál es el origen evolutivo de todo ese conjunto de rasgos hasta ahora asociados a los humanos del frío. Con este fin, hemos emprendido un programa de investigación encaminado a determinar qué caracteres son heredados de antepasados más remotos y cuáles son auténticas especializaciones de los neandertales.

Aprovechando la variación detectada en El Sidrón como punto de arranque de los análisis, este ejercicio se lleva a cabo mediante el uso de técnicas de morfometría geométrica 3D y antropología virtual (Rosas *et al.*, 2007; 2015; Bastir *et al.*, 2010; 2015; Pérez-Criado *et al.*, 2015) de todos y cada uno de los elementos del esqueleto. La imagen que emerge es compleja, definiendo una evolución en mosaico, en la que los sistemas anatómicos han cambiado a diferentes ritmos (Rosas *et al.*, 2006b). Así, buena parte de la anatomía postcraneal de los neandertales parece haber surgido en el Pleistoceno Inferior y a partir de ese nuevo plan corporal se desarrollaron posteriormente algunas especializaciones (autapomorfías). Sin embargo, las evidentes especializaciones de la anatomía craneal se van configurando a lo largo del Pleistoceno Medio, permitiendo trazar la evolución del linaje neandertal.

7.3 Estudios sobre el ciclo vital

Cabe destacar la preservación de elementos esqueléticos susceptibles de relacionarse a

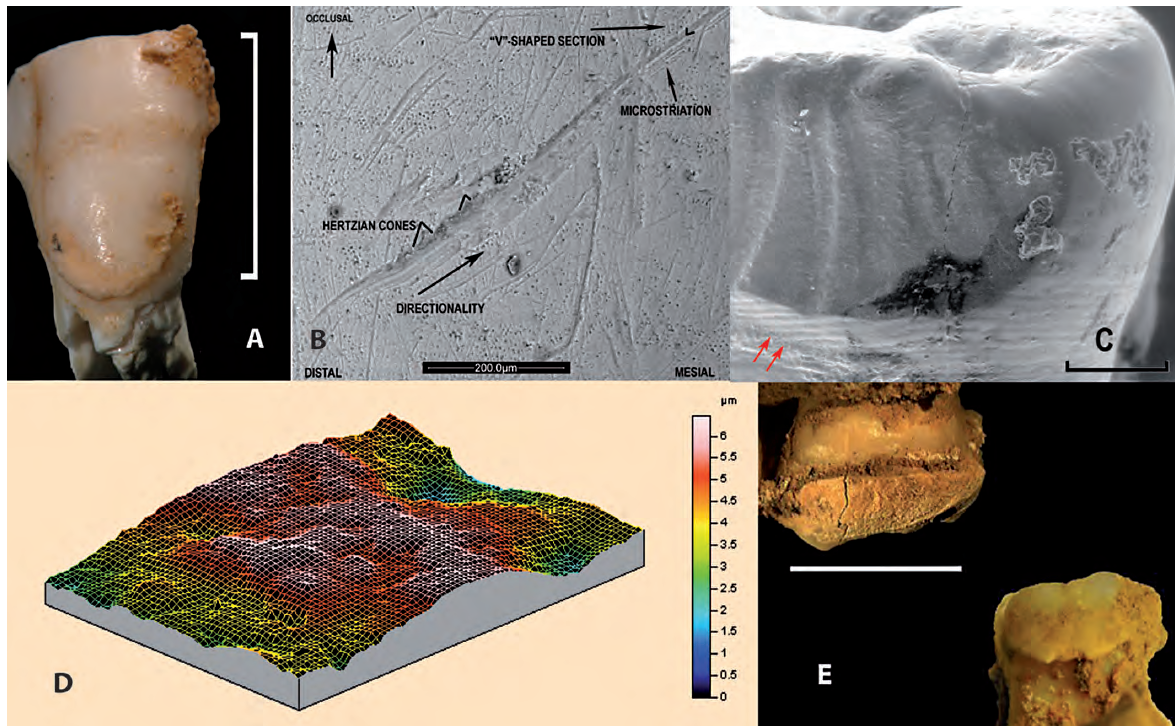


Figura 4. Imágenes de piezas dentales procedentes de El Sidrón e imágenes de observación microscópica realizadas en distintos estudios. A, hipoplasia del esmalte dental en un canino maxilar izquierdo. B, Estría cultural con morfología de marca de corte (uno de los marcadores de actividad estudiados) con los detalles morfológicos que la identifican. C, Surcos subverticales en la faceta de contacto interdental en un premolar maxilar y perikymata o líneas de crecimiento dental (indicados con flechas rojas) escala 1 mm. D, Representación en 3D de la superficie oclusal de un molar neandertal. E, Ejemplos de depósitos de cálculo dental (sarro) en los individuos de la colección de El Sidrón. Escala 1 cm, excepto si se indica lo contrario.

Figure 4. Dental remains from the El Sidrón collection. Pictures are from both the actual teeth and from the microscopic studies. A, Enamel hypoplasia on an upper left canine tooth. Cultural or instrumental striation (one of the activity-markers analysed) with the distinctive cut-mark morphology. C, Interproximal subvertical grooves on the distal facet of a premolar tooth, and the perikymata or enamel growth lines (red arrows) scale 1 mm. D, 3D representation of the occlusal surface of a molar tooth. E, Dental calculus deposits on two teeth from the El Sidrón neandertals. Scale bar= 1 cm, otherwise indicated on the picture.

un mismo individuo con posible asociación en esqueletos parciales (juveniles 1 y 2). Tal circunstancia permite abordar estudios conjuntos de crecimiento dental, cerebral y post-craneal en un mismo individuo, situación muy poco frecuente en otros yacimientos con fósiles humanos. Como elemento aglutinador de estos aspectos se encuentra la determinación del ritmo de crecimiento en los individuos neandertales; vital para esclarecer cómo y cuándo se establece en la evolución de los homínidos el peculiar y lento desarrollo ontogénico de los humanos modernos, pieza clave en el universo adaptativo de nuestra especie.

La determinación de la edad cronológica (o calendárica) de los individuos mediante técnicas de histología dental, ofrece un estándar contra el que comparar el desarrollo y maduración biológica de diferentes sistemas anatómicos. El esmalte dental crece mediante la superposición de capas concéntricas de hidroxiapatito que en sección se ven estratificadas mostrando incrementos periódicos, tanto circadianos como de otras frecuencias de periodo de entre los 6 y los 12 días (cuyo reflejo en la superficie exterior del esmalte dental es llamado *perikymata*) (ver Figura 4). El conteo de estas capas permite estimar

una cronología en la formación de los dientes además de posibles alteraciones durante su crecimiento. Por ejemplo, periodos de enfermedad o crisis alimenticia prolongada ocurridos en la vida de los niños pueden afectar al crecimiento de estas capas de esmalte, de modo que dejan una alteración macroscópica en el diente (una banda de hipoplasia o de menor crecimiento). Los neandertales de El Sidrón presentan de forma regular líneas de hipoplasia, pudiéndose estimar que en todos los individuos se produjo un episodio de crisis de crecimiento a la edad aproximada de los 2,8 años. Este hecho se ha asociado al proceso del destete, cuando los lactantes dejan de ingerir leche materna, viéndose privados de sus capacidades inmunoprotectoras además de verse enfrentados a un cambio de dieta. Por tanto, ya por infecciones ya por bajadas en la calidad nutritiva, los neandertales experimentaban una crisis biológica al final de su periodo de niñez (Rosas *et al.*, 2006a; 2012a).

7.4 Marcadores de actividad

Algunos aspectos referidos al comportamiento se están abordando mediante el análisis de marcadores de actividad: huellas de origen antrópico aparecidas tanto en huesos como sobre los dientes como resultado de distintas actividades posturales o de manipulación. El estudio de estos marcadores y pautas de desgaste en los dientes ha sido, hasta la fecha, una de las líneas más fructíferas (Estalrich *et al.*, 2015). Al no sufrir remodelación durante la vida del individuo, los dientes acumulan un buen número de huellas causadas por la interacción de la boca con el medio ambiente. La huella más inmediata se debe al desgaste dentario por la dieta. Sin embargo, cuando la boca se usa como una tercera mano ayudando en la realización de determinados trabajos, estos, de una forma u otra suelen dejar su impronta en la superficie dental (Estalrich *et al.*, 2013).

Mediante estas técnicas, hemos comprobado que todos los individuos analizados eran diestros, con la posible excepción de un in-

dividuo adulto (Adulto 2), que cambió su lateralidad manual por la presencia de una condición patológica dental (Estalrich *et al.*, 2012a; Estalrich y Rosas, 2013; Dean *et al.*, 2013). La distribución de marcadores de actividad en la dentición también es distinta en hombres y en mujeres por lo que hemos podido establecer una cierta división sexual del trabajo entre los neandertales (Estalrich y Rosas, 2015). Tal división ha sido considerada como uno de los pilares de la estructuración social de los grupos cazadores-recolectores. Los neandertales presentaban una división del trabajo si bien no estrictamente idéntica a la observada en los grupos actuales, ya que las mujeres y niños si podrían haber participado en las tareas de caza mayor (Kuhn y Stinner, 2006; Estalrich *et al.*, 2012b; Estalrich y Rosas, 2015).

Una huella cuya interpretación aún se está debatiendo, pero que es muy frecuente en la muestra dental de El Sidrón, es la presencia de surcos subverticales en las facetas interdientales (Estalrich *et al.*, 2011), posiblemente relacionados con el ejercicio de elevadas fuerzas de masticación e introducción en la boca de materiales abrasivos, posiblemente relacionada con tareas no masticatorias.

7.5 Dieta y paleoecología

El estudio de la dieta del grupo neandertal de El Sidrón se ha realizado mediante el análisis de la microtextura del esmalte dental en la cara oclusal de los molares, indicando una dieta mixta de carne y vegetales (muy abundante en este grupo) (Estalrich *et al.*, en prep). Además, se han realizado estudios sobre los microcontenidos atrapados en el cálculo dental o sarro de estos individuos. El sarro funciona a modo de una trampa de partículas que se incluyen en la dieta o bien que han pasado por la boca del organismo bajo análisis. Los estudios de Hardy *et al.* (2012) han revelado el consumo de vegetales, la inhalación de aire cargado de humo y el empleo de plantas con fines terapéuticos, como la manzanilla y la aquilea. También se

han identificado restos de madera de conífera no comestible en la mujer identificada como Adulto 5 (Radini *et al.*, en prensa), y bitumen (sustancia viscosa frecuentemente empleada como pegamento natural para enmangar herramientas) en el individuo masculino Adulto 2 (Hardy *et al.*, 2012).

8. Proyectos de futuro

Varios son los aspectos en fase de investigación y aún más las potenciales vías de análisis abiertas por el desarrollo de nuevas tecnologías. Destacamos aquí solo algunas de las más inmediatas.

Un aspecto clave aún no resuelto en la muestra de El Sidrón consiste en la asociación inequívoca de los restos postcraneales a los individuos identificados a partir de piezas dentales, un ejercicio básico para la asociación de esqueletos y la comprensión de una paleobiología organísmica. Tal asociación se ha ensayado mediante técnicas genéticas y geoquímicas sin que por el momento tengamos resultados satisfactorios. Esperamos que la aplicación de nuevas técnicas forenses a un mayor número de marcadores genéticos pueda ayudar en este fin.

La continuación con el análisis de ADN y la genómica es pieza esencial del proyecto. Tales estudios podrán en un futuro expandirse al genotipado no sólo de genes humanos sino de organismos ligados a la biología de los neandertales, por ejemplo la biota bucal o intestinal. La exploración del bioma no humano asociado a los restos puede eventualmente abrir puertas al conocimiento de los ecosistemas del pasado (bacterias, hongos, protozoos). Además, merece la pena destacar la posibilidad de conocer las posibles relaciones de parentesco dentro del grupo de El Sidrón mediante el genotipado de posiciones variables del genoma nuclear, así como la posibilidad de capturar y secuenciar cromosomas completos (por ejemplo el cromosoma 21, Kuhlwilm *et al.*, 2016).

Profundizar en los análisis morfométricos y determinar la polaridad de rasgos en el linaje neandertal, conociendo así el origen de su forma corporal, es un objetivo prioritario que avanza a buen ritmo gracias al empleo de nuevas técnicas de análisis ligadas a la antropología virtual. Esto nos permitirá avanzar en la discusión sobre si los llamados caracteres neandertales son en realidad autapomorfías neandertales o son caracteres primitivos heredados. Por otro lado, la presencia en el norte de la Península Ibérica de una muestra de hipotéticos antepasados de los neandertales (La Sima de los Huesos de Atapuerca), junto a sus supuestos descendientes en El Sidrón, distanciados en menos de 300 km, hacen de la comparación de estas dos colecciones una oportunidad única para explorar en detalle la evolución del linaje neandertal.

Finalmente, conocer mejor las pautas de alimentación, paleoecología y filogeografía de los grupos neandertales es un tema de creciente interés. La cada vez más evidente diferenciación de subpoblaciones neandertales, tanto en el espacio como en sus dinámicas temporales, hacen de los neandertales de El Sidrón un buen referente para el estudio. En este sentido, un aspecto hasta la fecha poco desarrollado concierne al amplio campo de los análisis isotópicos, ya que hasta el momento, tan solo el estroncio está siendo evaluado.

En resumen, queda aún mucho trabajo y esfuerzo para tratar de entender algo más de la evolución del mundo pleistoceno y en particular de los neandertales de El Sidrón (Asturias).

Agradecimientos

Queremos mostrar nuestro reconocimiento y mayor gratitud a la entrega y pasión arqueológica del profesor Javier Fortea, director del “Proyecto Sidrón” desde su inicio hasta su fallecimiento, en 2009. Agradecemos sinceramente el minucioso trabajo realizado por un buen número de estudiantes y licenciados

de la UNIOVI durante las campañas de excavación. A todos los estudiantes del Grupo de Paleoantropología del MNCN-CSIC por su contribución al desarrollo de este programa de investigación. A todos los colegas que con sus discusiones y críticas nos ayudan a mejorar en el planteamiento y análisis. La consejería de Cultura del Principado de Asturias ha financiado generosamente las investigaciones de campo y gabinete durante sucesivos convenios. A la Clínica Ruber, con la Dra. Marina de la Fuente, Aurora Camarero y David Cano, por su constante apoyo en el empleo de técnicas médicas de análisis de imagen. A los revisores de este trabajo y editor de la revista, por sus comentarios siempre constructivos. Proyectos del Plan Nacional de promoción del conocimiento del gobierno de España han contribuido al uso de técnicas especializadas (CGL2006-02131; CGL2009-09013; CGL2012-36682).

Bibliografía

- Bastir, M.; García-Martínez, D.; Estalrich, A.; García-Tabernero, A.; Huguet, R.; Barash, A.; Recheis, W.; Rasilla, M. de la; Rosas, A. (2013). A preliminary assessment of the thoracic remains of the El Sidrón Neandertals (Asturias, Spain). *3rd Annual Meeting of the ESHE*, Vol. 2. Evolution ESftSoH, Vienna (Austria). 40.
- Bastir, M.; García-Martínez, D.; Estalrich, A.; García-Tabernero, A.; Huguet, R.; Ríos, L.; Barash, A.; Recheis, W.; Rasilla, M. de la; Rosas, A. (2015). The relevance of the first ribs of the El Sidrón site (Asturias, Spain) for the understanding of the Neandertal thorax. *J Hum Evol*, 80, 64-73. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.10.008>
- Bastir, M.; Rosas, A.; García-Tabernero, A.; Peña-Melián, A.; Estalrich, A.; Rasilla, M. de la; Fortea, J. (2010). Comparative morphology and morphometric assessment of the Neandertal occipital remains from the El Sidrón site (Asturias, Spain: years 2000-2008). *J Hum Evol*, 58, 68-78. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2009.08.006>
- Bermúdez de Castro, J.M.; Carretero, J.M.; García-Gonzalez, R.; Rodríguez-García, L.; Martín-Torres, M.; Rosell, J.; Blasco, R.; Martín-Frances, L.; Modesto, M.; Carbonell, E. (2012). Early pleistocene human humeri from the Gran Dolina-TD6 site (sierra de Atapuerca, Spain). *Am J Phys Anthropol*, 147, 604-617. <http://dx.doi.org/10.1002/ajpa.22020>
- Bermúdez de Castro, J.M.; Quam, R.; Martín-Torres, M.; Martínez, I.; Gracia-Téllez, A.; Arsuaga, J.L.; Carbonell, E. (2015). The medial pterygoid tubercle in the Atapuerca Early and Middle Pleistocene mandibles: Evolutionary implications. *Am J Phys Anthropol*, 156, 102-109. <http://dx.doi.org/10.1002/ajpa.22631>
- Briggs, A.W.; Good, J.M.; Green, R.E.; Krause, J.; Maricic, T.; Stenzel, U.; Lalueza-Fox, C.; Rudan, P.; Brajkovic, D.; Kucan, Z.; Gusic, I.; Schmitz, R.; Doronichev, V.B.; Golovanova, L.V.; Rasilla, M. de la; Fortea, J.; Rosas, A.; Pääbo, S. (2009). Targeted Retrieval and Analysis of Five Neandertal mtDNA Genomes. *Science*, 325, 318-321. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1174462>
- Burbano, H.A.; Hodges, E.; Green, R.E.; Briggs, A.W.; Krause, J.; Meyer, M.; Good, J.M.; Maricic, T.; Johnson, P.L.F.; Xuan, Z.; Rooks, M.; Bhattacharjee, A.; Brizuela, L.; Albert, F.W.; Rasilla, M. de la; Fortea, J.; Rosas, A.; Lachmann, M.; Hannon, G.J.; Paabo, S. (2010). Targeted Investigation of the Neandertal Genome by Array-Based Sequence Capture. *Science*, 328, 723-725. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1188046>
- Cañaveras, J.C.; Sanchez-Moral, S.; Lario, J.; Cuezva, S.; Fernández Cortes, A.; Muñoz, M.C. (2011). El modelo de relleno, o cómo llegar los restos a la Galería del Osario. En: *La cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias). Investigación interdisciplinar de un grupo neandertal*. (M. de la Rasilla; A. Rosas; J.C. Cañaveras; C. Lalueza-Fox; eds.). Consejería de Cultura y Turismo-Ediciones Trabe S. L. U., Oviedo: Gobierno del Principado de Asturias, 43-64.
- Castellano, S.; Parra, G.; Sánchez-Quinto, F.A.; Racimo, F.; Kuhlwilm, M.; Kircher, M.; Sawyer, S.; Fu, Q.; Heinze, A.; Nickel, B.; Dabney, J.; Siebauer, M.; White, L.; Burbano, H.A.; Renaud, G.; Stenzel, U.; Lalueza-Fox, C.; Rasilla, M. de la; Rosas, A.; Rudan, P.; Brajković, D.; Kucan, Ž.; Gušić, I.; Shunkov, M.V.; Derevianko, A.P.; Viola, B.; Meyer, M.; Kelso, J.; Andrés, A.M.; Pääbo, S. (2014). Patterns of coding variation in the complete exomes of three Neandertals. *P Natl Acad Sci*, 111, 6666-6671. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1405138111>
- de Torres, T.; Ortiz, J.; Grün, R.; Eggins, S.; Vallasdas, H.; Mercier, N.; Tisnérat-Laborde, N.; Juliá, R.; Soler, V.; Martínez, E.; Sánchez-Moral, S.; Lalueza-Fox, C.; Cañaveras, J.C.; Rosas, A.;

- Lario, J.; Santamaría, D.; Badal, E.; Rasilla, M. de la; Fortea, J. (2010). Dating of the hominid (*Homo neanderthalensis*) remains accumulation from El Sidrón cave (Piloña, Asturias, North Spain): an example of multi-methodological approach to the dating of Upper Pleistocene sites. *Archaeometry*, 52, 680-705.
- Dean, M.C.; Rosas, A.; Estalrich, A.; García-Tabernero, A.; Huguet, R.; Lalueza-Fox, C.; Bastir, M.; Rasilla, M. de la. (2013). Longstanding dental pathology in Neandertals from El Sidrón (Asturias, Spain) with a probable familial basis. *J Hum Evol*, 64, 678-686. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.03.004>
- Egocheaga, J.E. (2007). Evidencia de lesión osteolítica tumoral en una tibia del hombre de Sidrón. En: *Enfermedad, muerte y cultura en las sociedades del pasado.*, Vol 1. (J. Barca Durán; J. Jiménez Ávila; eds.). Fundación Academia Europea de Yuste., 57-64.
- Egocheaga, J.E.; Sierra, M.J. (2002). Los restos óseos del autópodo superior de la Cueva de Sidrón (Piloña, Asturias). En: *Antropología y Biodiversidad* (A. Malgosa Morera; R.M. Nogués; M.P. Aluja; eds.). Universidad de Barcelona, Barcelona, 494-505.
- Egocheaga, J.E.; Sierra, M.J. (2005). Identificación de un infante en la colección SDR-1994 de fósiles del Hombre de Sidrón. *Revista Española de Antropología Física*, 25, 1-6.
- Egocheaga, J.E.; Pérez-Pérez, A.; Rodríguez, L.; Galbany, J.; Mónica Martínez, L.; Telles Antunes, M. (2004). New evidence and interpretation of subvertical grooves in neandertal teeth from Cueva de Sidrón (Spain) and Figueira Brava (Portugal). *Anthropologie* 42(1), 49-52.
- Egocheaga, J.E.; Trabazo, R.; Rodríguez, L.; Cabo, L.L.; Sierra, M.J. (2000). Avance sobre el descubrimiento, características del yacimiento y estudio paleontológico de los restos óseos de homínidos mesopleistocénicos de la cueva de Sidrón (Piloña, Asturias). *Boletín de Ciencias de la Naturaleza*, 46, 219-263.
- Estalrich, A.; Rosas, A. (2013). Handedness in Neandertals from the El Sidrón (Asturias, Spain): Evidence from Instrumental Striations with Ontogenetic Inferences. *PLoS ONE*, 8, e62797. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0062797>
- Estalrich, A.; Rosas, A. (2015). Division of labor by sex and age in Neandertals: an approach through the study of activity-related dental wear. *J Hum Evol*, 80, 51-63. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.07.007>
- Estalrich, A.; Rosas, A.; García-Tabernero, A.; Huguet, R.; Bastir, M.; Rasilla, M. de la. (2012a). Handedness on 11 Neanderthals from the El Sidrón cave (Asturias, Spain): Evidence from the non-dietary dental wear. *2nd Annual Meeting of the ESHE*, Vol., 1. Evolution ESftSoH. Bordeaux (France), 74.
- Estalrich, A.; Rosas, A.; García-Vargas, S.; García-Tabernero, A.; Santamaría, D.; Rasilla, M. de la. (2011). Brief communication: Subvertical grooves on interproximal wear facets from the El Sidrón (Asturias, Spain) Neandertal dental sample. *Am J Phys Anthropol*, 144, 154-161. <http://dx.doi.org/10.1002/ajpa.21359>
- Estalrich, A.; Rosas, A.; Huguet, R.; Rasilla, M. de la (2013). Unique within his group: High incidence of chipping enamel may reflect an specialized behavior in the El Sidrón Neandertal group. *3rd Annual Meeting of the ESHE*, Vol., 2. Evolution ESftSoH, Vienna (Austria), 84.
- Estalrich, A.; Rosas, A.; Huguet, R.; García-Tabernero, A.; Bastir, M.; García-Vargas, S.; Rasilla, M. de la (2012b). Evidence for Non-Foraging Sexual Division of Labor in Neandertals from the El Sidrón Site (Asturias, Spain). *21st PaleoAnthropology Society Annual Meeting*. Society P, Memphis (Tennessee), A12.
- Estalrich, A.; Rosas, A.; Huguet, R.; García-Tabernero, A.; de la Rasilla, M. (2015). Marcadores de actividad en la dentición anterior de los Neandertales: el caso de las estrías culturales. *XIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología (EJIP)*. Madrid, 106-108.
- Fernández-Cascón, B.; Rosas, A.; Estalrich, A.; García-Tabernero, A.; García-Vargas, S.; Huguet, R.; Bastir, M.; Santamaría, D.; Rasilla, M. de la; Fortea, J. (2010). Preparation of the neandertal remains from the El Sidrón cave (Asturias, Spain). En: *Paleontología i Evolució. Memoria especial nº 4* (C. Cancelo Fernández; S. Val Molina; J. Marigó Cortés; L. Celia Gelabert; eds.). Sabadell, 175-182.
- Fernández-Cascón, B.; Rosas, A.; Estalrich, A.; García-Tabernero, A.; Huguet, R.; López-Polín, L.; Corchado, Y.; Gimeno, M.; Rasilla, M. de la (2015). Conservación y restauración en la investigación paleontológica en el yacimiento de El Sidrón (Asturias): Estado de la cuestión. *XIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología (EJIP)*. Madrid, 108-111.
- Fortea, J.; Rasilla, M. de la; García-Tabernero, A.; Gigli, E.; Rosas, A.; Lalueza-Fox, C. (2008). Excavation protocol of bone remains for Neandertal DNA analysis in El Sidrón Cave (Asturias, Spain). *J Hum Evol*, 55, 353-357. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2008.03.005>

- Fortea, J.; Rasilla, M. de la; Martínez, E.; Sánchez-Moral, S.; Cañaveras, J.C.; Cuezva, S.; Rosas, A.; Soler, V.; Julià, R.; de Torres, T. (2003). La cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias): primeros resultados. *Estud Geol*, 59, 159-179.
- Fortea, J.; Rasilla, M. de la; Santamaría, D.; Martínez, L.; Duarte, E.; Fernández de la Vega, J.; Martínez, E.; Cañaveras, J.C.; Sánchez-Moral, S.; Cuezva, S.; Lario, J.; Rosas, A.; Martínez-Maza, C.; García-Tabernero, A.; Bastir, M.; Huguet, R.; Estalrich, A.; García-Vargas, S.; Sánchez-Meseguer, A.; León, S.; Lalueza-Fox, C.; de Torres, T.; Ortiz, J.; Julià, R.; Grün, R.; Valladas, H.; Mercier, N.; Tisnèrat-Laborde, N.; Soler, V.; Silva, P.; Carrasco, P.; Ayarza, P.; Álvarez, F.; Santos, G.; Altuna, J.; Badal, E.; Alonso, J. (2009). *La cueva de El Sidrón, Borines (Piloña). Campañas de excavación de 2003 a 2006*. Trabe S.L.U.-Gobierno del Principado de Asturias, Oviedo: Gobierno del Principado de Asturias, 547 pp.
- Green, R.E.; Krause, J.; Briggs, A.W.; Maricic, T.; Stenzel, U.; Kircher, M.; Patterson, N.; Li, H.; Zhai, W.; Fritz, M.H.-Y.; Hansen, N.F.; Durand, E.Y.; Malaspina, A.-S.; Jensen, J.D.; Marques-Bonet, T.; Alkan, C.; Prufer, K.; Meyer, M.; Burbano, H.A.; Good, J.M.; Schultz, R.; Aximu-Petri, A.; Butthof, A.; Hober, B.; Hoffner, B.; Siegemund, M.; Weihmann, A.; Nusbaum, C.; Lander, E.S.; Russ, C.; Novod, N.; Affourtit, J.; Egholm, M.; Verna, C.; Rudan, P.; Brajkovic, D.; Kucan, Z.; Gusic, I.; Doronichev, V.B.; Golovanova, L.V.; Lalueza-Fox, C.; Rasilla, M. de la; Fortea, J.; Rosas, A.; Schmitz, R.W.; Johnson, P.L.F.; Eichler, E.E.; Falush, D.; Birney, E.; Mullikin, J.C.; Slatkin, M.; Nielsen, R.; Kelso, J.; Lachmann, M.; Reich, D.; Pääbo, S. (2010). A Draft Sequence of the Neandertal Genome. *Science*, 328, 710-722. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1188021>
- Hardy, K.; Buckley, S.; Collins, M.; Estalrich, A.; Brothwell, D.; Copeland, L.; García-Tabernero, A.; García-Vargas, S.; Rasilla, M. de la; Lalueza-Fox, C.; Huguet, R.; Bastir, M.; Santamaría, D.; Madella, M.; Wilson, J.; Cortés, Á.; Rosas, A. (2012). Neanderthal medics? Evidence for food, cooking, and medicinal plants entrapped in dental calculus. *Naturwissenschaften*, 99, 617-626. <http://dx.doi.org/10.1007/s00114-012-0942-0>
- Hoffmann, A.W.; Pike, W.G.; K. Wainer; J. Zilhão (2013). New U-series results for the speleogenesis and the Palaeolithic archaeology of the Almonda karstic system (Torres Novas, Portugal). *Quat. Int.*, 294, 168-182. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2012.05.027>
- Krause, J.; Lalueza-Fox, C.; Orlando, L.; Enard, W.; Green, R.E.; Burbano, H.A.; Hublin, J.-J.; Hänni, C.; Fortea, J.; Rasilla, M. de la; Bertranpetit, J.; Rosas, A.; Pääbo, S. (2007). The Derived FOXP2 Variant of Modern Humans Was Shared with Neandertals. *Curr Biol*, 17, 1908-1912. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2007.10.008>
- Kuhlwilm, M.; Gronau, I.; Hubisz, M.J.; Filipp, C. de; Prado, J.; Kircher, M.; Fu, Q.; Burbano, H.A.; Lalueza-Fox, C.; Rasilla, M. de la; Rosas, A.; Rudan, P.; Brajkovic, D.; Kucan, Ž.; Gušić, I.; Marques-Bonet, T.; Andrés, A.M.; Viola, B.; Pääbo, S.; Meyer, M.; Siepel, A. y Castellano, S. (2016). *Evidence of ancient gene flow from modern humans into the Altai Neandertal*. *Nature*.
- Kuhn, S.L.; Stinner, M.C. (2006). What's a mother to do? A hypothesis about the division of labor among Neanderthals and modern humans in Eurasia. *Curr Anthropol*, 47, 953-980. <http://dx.doi.org/10.1086/507197>
- Lalueza-Fox, C.; Gigli, E.; Rasilla, M. de la; Fortea, J.; Rosas, A. (2009). Bitter taste perception in Neanderthals through the analysis of the TAS2R38 gene. *Biol Lett*, 5, 809-811. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2009.0532>
- Lalueza-Fox, C.; Gigli, E.; Rasilla, M. de la; Fortea, J.; Rosas, A.; Bertranpetit, J.; Krause, J. (2008). Genetic characterization of the ABO blood group in Neandertals. *BMC Evol Biol*, 8, 342. <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2148-8-342>
- Lalueza-Fox, C.; Gigli, E.; Sánchez-Quinto, F.; Rasilla, M. de la; Fortea, J.; Rosas, A. (2012b). Issues from Neandertal genomics: Diversity, adaptation and hybridisation revised from the El Sidrón case study. *Quatern Int*, 247, 10-14. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2010.10.012>
- Lalueza-Fox, C.; Krause, J.; Caramelli, D.; Catalano, G.; Milani, L.; Sampietro, M.L.; Calafell, F.; Martínez-Maza, C.; Bastir, M.; García-Tabernero, A.; Rasilla, M. de la; Fortea, J.; Pääbo, S.; Bertranpetit, J.; Rosas, A. (2006). Mitochondrial DNA of an Iberian Neandertal suggests a population affinity with other European Neandertals. *Curr Biol*, 16, R629-R630. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.044>
- Lalueza-Fox, C.; Rompler, H.; Caramelli, D.; Staubert, C.; Catalano, G.; Hughes, D.; Rohland, N.; Pilli, E.; Longo, L.; Condemi, S.; Rasilla, M. de la; Fortea, J.; Rosas, A.; Stoneking, M.; Schöneberg, T.; Bertranpetit, J.; Hofreiter, M. (2007). A Melanocortin 1 Receptor Allele Suggests Varying Pigmentation Among Neandertals. *Science*, 318, 1453-1455. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1147417>

- Lalueza-Fox, C.; Rosas, A.; Rasilla, M. de la (2012a). Palaeogenetic research at the El Sidrón Neanderthal site. *Ann Anat*, 194, 133-137. <http://dx.doi.org/10.1016/j.aanat.2011.01.014>
- Lalueza-Fox, C.; Rosas, A.; Rasilla, M. de la; Gilbert, M.T.P.; Willerslev, E. (2011b). Reply to Vigilant and Langergraber: Patrilocality in Neandertals is still the most plausible explanation. *P Natl Acad Sci*, 108:E88. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1103479108>
- Lalueza-Fox, C.; Rosas, A.; Estalrich, A.; Gigli, E.; Campos, P.F.; García-Tabernero, A.; García-Vargas, S.; Sánchez-Quinto, F.; Ramírez, O.; Civit, S.; Bastir, M.; Huguet, R.; Santamaría, D.; Gilbert, P.; Thomas, M.; Willerslev, E.; Rasilla, M. de la (2011a). Genetic evidence for patrilocal mating behavior among Neandertal groups. *P Natl Acad Sci*, 108, 250-253. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1011553108>
- Lalueza-Fox, C.; Sampietro, M.L.; Caramelli, D.; Puder, Y.; Lari, M.; Calafell, F.; Martínez-Maza, C.; Bastir, M.; Fortea, J.; Rasilla, M. de la; Bertranpetit, J.; Rosas, A. (2005). Neandertal Evolutionary Genetics; Mitochondrial DNA Data from the Iberian Peninsula. *Mol Biol Evol*, 22, 1077-1081. <http://dx.doi.org/10.1093/molbev/msi094>
- Maricic, T.; Günther, V.; Georgiev, O.; Gehre, S.; Cürdin, M.; Schreier, C.; Naumann, R.; Burbano, H.A.; Meyer, M.; Lalueza-Fox, C.; de la Rasilla, M.; Rosas, A.; Gajović, S.; Kelso, J.; Enard, W.; Schaffner, W.; Pääbo, S. (2013). A Recent Evolutionary Change Affects a Regulatory Element in the Human FOXP2 Gene. *Mol Biol Evol*, 30, 844-852. <http://dx.doi.org/10.1093/molbev/mss271>
- Martínez-Maza, C.; Rosas, A.; García-Vargas, S.; Estalrich, A.; Rasilla, M. de la. (2011). Bone remodelling in Neandertal mandibles from the El Sidrón site (Asturias, Spain). *Biol Lett*, 7, 593-596. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2010.1188>
- Peña-Melián, A.; Rosas, A.; García-Tabernero, A.; Bastir, M.; Rasilla, M. de la. (2011). Paleoneurology of Two New Neandertal Occipitals from El Sidrón (Asturias, Spain) in the Context of Homo Endocranial Evolution. *Anat Rec*, 294, 1370-1381. <http://dx.doi.org/10.1002/ar.21427>
- Pérez-Criado, L.; Rosas, A.; Bastir, M.; Pastor J.F. (2015). Lateralidad humeral en neandertales. Un análisis con morfometría geométrica en 3D. *XIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología (EJIP)*. Madrid, 203-205.
- Prieto, J.L. (2005). Hallazgos paleopatológicos en la mandíbula SDR-7-8 del Sidrón. En: *Mono-grafías del Museo de Altamira 20* (R. Montes-Barquín; J.A. Lasheras-Corruchaga; eds.). Madrid, 397-403.
- Prieto, J.L.; Abenza, J.M. (1999a). Anomalías de la dentición en la mandíbula SDR 7-8 del Sidrón. *V Congreso de Paleopatología Alcalá La Real*. Jaén. Póster.
- Prieto, J.L.; Abenza, J.M. (1999b). Evidencia de patología periodontal en la mandíbula SDR 7-8 del Sidrón. *V Congreso de Paleopatología Alcalá La Real*. Jaén. Póster.
- Prieto, J.L.; Abenza, J.M.; Muñoz Fernández, E.; Montes Barquín, R. (2001). Hallazgos Antropológicos y Arqueológicos en el Complejo Kárstico de El Sidrón (Vallobal, Infiesto, Concejo de Piloña, Asturias). *Munibe Antropologia-Arkeologia*, 53, 19-29.
- Radini, A.; Buckley, S.; Rosas, A.; Estalrich, A.; Rasilla, M. de la; Hardy, K. (en prensa). Neandertals and Trees: Non-edible conifer fibres found in Neandertal dental calculus suggests extra-masticatory activity. *Antiquity*.
- Rasilla, M. de la; Rosas, A.; Cañaveras, J.C.; Lalueza-Fox, C. (2011). *La cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias)*. *Investigación interdisciplinar de un grupo neandertal*, Ed. Consejería de Cultura y Turismo-Ediciones Trabe S.L.U., Oviedo: Gobierno del Principado de Asturias, 211 pp.
- Rasilla, M. de la; Rosas, A.; Cañaveras, J.C.; Lalueza-Fox, C.; Santamaría, D.; Sánchez-Moral, S.; Estalrich, A.; García-Tabernero, A.; Silva, P.G.; Martínez, E.; Santos, G.; Martínez, L.; Duarte, E.; Huguet, R.; Bastir, M.; Fernández de la Vega, J.; Suárez, P.; Díez, A.B.; Fernández Cascón, B.; Cuezva, S.; Fernández Cortés, Á.; García Antón, E.; Muñoz, C.; Lario, J.; Carrasco, P.; Huerta, P.; Ayarza, P.; Álvarez Lobato, F.; Rodríguez, L.; Picón, I.; Fernández, B. (2014). La cueva de El Sidrón (Piloña, Asturias). En: *Cazadores recolectores del Pleistoceno y Holoceno de la Península Ibérica y Estrecho de Gibraltar* (R. Sala, ed.). Universidad de Burgos- Fundación Atapuerca, Burgos, 122-128.
- Ríos, L.; Rosas, A.; Estalrich, A.; García-Tabernero, A.; Bastir, M.; Huguet, R.; Pastor, F.; Sanchís-Gimeno, J.A.; Rasilla, M. de la. (2015). Possible Further Evidence of Low Genetic Diversity in the El Sidrón (Asturias, Spain) Neandertal Group: Congenital Clefts of the Atlas. *PLoS ONE*, 10:e0136550. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0136550>
- Ríos, L.; Rosas, A.; Estalrich, A.; García-Tabernero, A.; Huguet, R.; Bastir, M.; Llidó, S.; Sanchís-Gimeno, J.; Dean, M.C.; Pastor, J.F. (2014). Type A defect of the atlas in the Neandertals from

- El Sidrón (Asturias, Spain). 20th *European Paleopathology Association Meeting Association*. Lund, Suecia. Póster.
- Rodríguez, L.; Cabo, L.L.; Egocheaga, J.E. (2002). Breve Nota sobre el hioides neandertalense de Sidrón (Piloña, Asturias). En: *Antropología y Biodiversidad* (M.P. Aluja; A. Malgosa; R. Nogués; eds.). Universidad de Barcelona, Barcelona, 484-493.
- Rosas, A. (2010). *Los Neandertales*. CSIC-Catarata, Madrid, 135 pp.
- Rosas, A. (2012). Paleoantropología de la Península Ibérica: el Paleolítico. En: *Prehistoria Antigua de la Península Ibérica* (M. Menéndez, ed.). UNED, Madrid, 121-201.
- Rosas, A.; Aguirre, E. (1999). Restos humanos neandertales de la cueva del Sidrón, Piloña, Asturias. Nota preliminar. *Estud Geol*, 55, 181-190. <http://dx.doi.org/10.3989/egol.99553-4174>
- Rosas, A.; Bastir, M.; Estalrich, A.; García-Taberner, A.; Hugué, R.; Peña-Melán, A.; Alarcón, J.A.; Rasilla, M. de la. (2012b). A juvenile mandible from the El Sidrón (Asturias, Spain) site and the growth of the Neandertal craniofacial system. *2nd Annual Meeting of the ESHE*, Vol., 1. Evolution ESftsoH, Bordeaux (France), 151.
- Rosas, A.; Bastir, M.; García-Taberner, A.; Rasilla, M. de la; Fortea, J. (2008a). Comparative morphology and morphometric assessment of the occipitals from the El Sidrón Neanderthals (Asturias, Northern Spain). *Am J Phys Anthropol*, 135-182.
- Rosas, A.; Bastir, M.; Martínez-Maza, C.; García-Taberner, A.; Lalueza-Fox, C. (2006b). Inquiries into Neanderthal cranio-facial development and evolution: 'accretion' vs 'organismic' models. En: *Neanderthals revisited: New approaches and perspectives* (K. Harvati; T. Harrison; eds.). Springer, Dordrecht, 37-69.
- Rosas, A.; Estalrich, A.; García-Taberner, A.; Bastir, M.; García-Vargas, S.; Sánchez-Meseguer, A.; Hugué, R.; Lalueza-Fox, C.; Peña-Melán, Á.; Kranioti, E.F.; Santamaría, D.; Rasilla, M. de la; Fortea, J. (2012a). Les Néandertaliens d' El Sidrón (Asturies, Espagne). Actualisation d'un nouvel échantillon. *L'Anthropologie*, 116, 57-76. <http://dx.doi.org/10.1016/j.anthro.2011.12.003>
- Rosas, A.; Estalrich, A.; García-Vargas, S.; García-Taberner, A.; Bastir, M.; Hugué, R.; Peña-Melán, A. (2011c). Los fósiles neandertales de la cueva de El Sidrón. En: *La cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias) Investigación interdisciplinar de un grupo neandertal*. (M. de la Rasilla; A. Rosas; J.C. Cañaveras; C. Lalueza-Fox; eds.). Consejería de Cultura y
- ción interdisciplinar de un grupo neandertal*. (Rasilla, M. de la; Rosas, A.; Cañaveras, J.C.; Lalueza-Fox, C.; eds.). Consejería de Cultura y Turismo-Ediciones Trabe S. L. U., Oviedo: Gobierno del Principado de Asturias, 81-116.
- Rosas, A.; Estalrich, A.; García-Vargas, S.; García-Taberner, A.; Hugué, R.; Lalueza-Fox, C.; Rasilla, M. de la (2013a). Identification of Neandertal individuals in fragmentary fossil assemblages by means of tooth associations: The case of El Sidrón (Asturias, Spain). *C R Palevol*, 12, 279-291. <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2013.06.003>
- Rosas, A.; Estalrich, A.; Lalueza-Fox, C.; Hugué, R.; García-Taberner, A.; García-Vargas, S.; Bastir, M.; Peña-Melán, A.; Santamaría, D.; Rasilla, M. de la (2012c). Los Neandertales de El Sidrón (Asturias): contexto y paleobiología. En: *Visiones del ser humano: Del pasado al presente*. (A. Mateos-Cachorro; A. Perote-Alejandre; eds.). Cátedra Tomás Pasual-CENIEH Y Ed. ICM., Madrid, 49-60.
- Rosas, A.; Fortea, J.; de la Rasilla, M.; Bastir, M.; Martínez-Maza, C. (2004). Neanderthals from El Sidrón Cave (Asturias, Spain). Presentation of a new sample. *Am J Phys Anthropol*, S123, 169.
- Rosas, A.; Fortea, J.; Rasilla, M. de la; Fernández-Colón, P.; Hidalgo González, A.; Lacasa Marquina, E.; Martínez-Maza, C.; García-Taberner, A.; Bastir, M. (2005). Restos neandertales de la Cueva de El Sidrón: una restauración al servicio de la investigación paleontológica. *PH Boletín del Instituto Andaluz del Patrimonio Histórico*, 53, 70-73.
- Rosas, A.; García-Taberner, A.; Estalrich, A.; García-Vargas, S.; Bastir, M.; Lalueza-Fox, C.; Hugué, R.; Peña-Melán, A.; Santamaría, D.; Rasilla, M. de la; Fortea, J. (2011a). La imagen de los neandertales a la luz de los últimos descubrimientos. El caso de El Sidrón (Asturias). En: *Arqueología, Paleontología y Geomorfología del Cuaternario en España: X aniversario del seminario Francisco Sousa (La Rinconada, Sevilla)*. (J.J. Fernández Caro; R. Baena Escudero; eds.). Ayto. de La Rinconada-AEQUA, Sevilla, 95-122.
- Rosas, A.; Hugué, R.; Estalrich, A.; García-Taberner, A.; García-Vargas, S.; Bastir, M.; Peña-Melán, A. (2011b). Fauna de macromamíferos en la Galería del Osario. En: *La cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias) Investigación interdisciplinar de un grupo neandertal*. (M. de la Rasilla; A. Rosas; J.C. Cañaveras; C. Lalueza-Fox; eds.). Consejería de Cultura y

- Turismo-Ediciones Trabe S. L. U., Oviedo: Gobierno del Principado de Asturias, 147-148.
- Rosas, A.; Martínez-Maza, C.; Bastir, M.; García-Tabernero, A.; Lalueza-Fox, C.; Huguet, R.; Estalrich, A.; García-Vargas, S.; Rasilla, M. de la; Fortea, J. (2007). Paleobiological aspects of El Sidrón (Asturias, Spain) Neandertals. *Am J Phys Anthropol*, 132, 202.
- Rosas, A.; Martínez-Maza, C.; Bastir, M.; García-Tabernero, A.; Lalueza-Fox, C.; Huguet, R.; Ortiz, J.E.; Julià, R.; Soler, V.; de Torres, T.; Martínez, E.; Cañaveras, J. C.; Sánchez-Moral, S.; Cuezva, S.; Lario, J.; Santamaría, D.; Rasilla, M. de la; Fortea, J. (2006a). Paleobiology and comparative morphology of a late Neandertal sample from El Sidron, Asturias, Spain. *P Natl Acad Sci*, 103, 19266-19271. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0609662104>
- Rosas, A.; Peña-Melian, A.; García-Tabernero, A.; Bastir, M.; Rasilla, M. de la (2013b). Temporal lobe surface anatomy and the bony relieves in the middle cranial fossa. The case of the El Sidrón (Spain) Neandertal sample. *3rd Annual Meeting of the ESHE*, Vol., 2. Evolution ESftSoH, Vienna (Austria), 192.
- Rosas, A.; Peña-Melián, A.; García-Tabernero, A.; Bastir, M.; Rasilla, M. de la (2014). Temporal Lobe Sulcal Pattern and the Bony Impressions in the Middle Cranial Fossa: The Case of the El Sidrón (Spain) Neandertal Sample. *Anat Rec*, 297, 2331-2341. <http://dx.doi.org/10.1002/ar.22957>
- Rosas, A.; Peña-Melian, A.; García-Tabernero, A.; Bastir, M.; Rasilla, M. de la; Fortea, J. (2008b). Endocranialoccipito-temporal anatomy of SD-1219 from the Neandertal El Sidrón site (Asturias, Spain). *Anat Rec*, 291, 502-512. <http://dx.doi.org/10.1002/ar.20684>
- Rosas, A.; Pérez-Criado, L.; Bastir, M.; Estalrich, A.; Huguet, R.; García-Tabernero, A.; Pastor, J.F.; Rasilla, M. de la (2015). A geometric morphometrics comparative analysis of Neandertal humeri (epiphyses-fused) from the El Sidrón cave site (Asturias, Spain). *J Hum Evol*, 82, 51-66. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2015.02.018>
- Sánchez-Moral, S.; Cañaveras, J. C.; Lario, J.; Cuezva, S.; Silva, P. G.; Rasilla, M. de la; Fortea, J. (2007). Caracterización del relleno sedimentario de la Galería del Osario (cueva de El Sidrón, Asturias, España). *XII Reunión Nacional de Cuaternario*. Ávila, 123-124.
- Sanchez-Quinto, F.; Lalueza-Fox, C. (2015). Almost 20 years of Neanderthal palaeogenetics: adaptation, admixture, diversity, demography and extinction. *Phil Trans R Soc B*, 370, 20130374. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2013.0374>
- Santamaría, D.; Fortea, J.; Rasilla, M. de la; Martínez, L.; Martínez, E.; Cañaveras, J.C.; Sánchez-Moral, S.; Rosas, A.; Estalrich, A.; García-Tabernero, A.; Lalueza-Fox, C. (2010). The technological and typological behaviour of a neandertal group from El Sidrón cave (Asturias, Spain). *Oxford J Archaeol*, 29, 119-148. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1468-0092.2010.00342.x>
- Shreeve, J. (1995). *The Neanderthal Enigma: Solving the Mystery of Modern Human Origins*. Ed. William Morrow and Co., Nueva York, 398 pp.
- Silva, P. G.; Santos, G.; Carrasco, P.; Huerta, P.; Ayarza, P.; Álvarez Lobato, F.; Fernández Macarro, B.; Standling, M. (2011). La geomorfología, topografía y prospección geofísica del complejo de El Sidrón. La búsqueda del lugar de procedencia de los restos fósiles. En: *La cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias). Investigación interdisciplinar de un grupo neandertal*. (M. de la Rasilla; A. Rosas; J.C. Cañaveras; C. Lalueza-Fox; eds.). Consejería de Cultura y Turismo-Ediciones Trabe S. L. U., Oviedo: Gobierno del Principado de Asturias, 75-80.
- Stringer, Ch.; Gamble, C. (1993). *In search of the neanderthals*. Ed. Thames and Hudson, New York, 247 pp.
- Trabazo, R.; Egocheaga, J.E. (2002). Análisis tafonómico de los restos óseos humanos de la cueva de Sidrón, Asturias (NW Spain): II. Formación del depósito y edad relativa de los fósiles mandibulares. En: *Antropología y Biodiversidad*. (M.P. Aluja; A. Malgosa; R. Nogués; eds.). Universidad de Barcelona, Barcelona, 545-556.
- Wood, R.E.; Higham, T.F.G.; de Torres, T.; Tisnérat-Laborde, N.; Valladas, H.; Ortiz, J.E.; Lalueza-Fox, C.; Sánchez-Moral, S.; Cañaveras, J.C.; Rosas, A.; Santamaría, D.; Rasilla, M. de la (2013). A new date for the neanderthals from El Sidrón cave (Asturias, northern Spain). *Archaeometry*, 55, 148-158. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1475-4754.2012.00671.x>



A geometric morphometrics comparative analysis of Neandertal humeri (epiphyses-fused) from the El Sidrón cave site (Asturias, Spain)



Antonio Rosas ^{a,*}, Laura Pérez-Criado ^a, Markus Bastir ^a, Almudena Estalrich ^a, Rosa Huguet ^b, Antonio García-Tabernero ^a, Juan Francisco Pastor ^c, Marco de la Rasilla ^d

^a Group of Paleoanthropology MNCN-CSIC, Department of Paleobiology, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Calle José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, Spain

^b Institut Català de Paleoeologia Humana i Evolució Social (IPHES), Àrea de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili, Zona Educacional 4 – Campus Sescelades URV (Edifici W3), Unidad Asociada al CSIC, 43007 Tarragona, Spain

^c Museo Anatómico, Departamento de Anatomía Humana, Universidad de Valladolid, Calle Ramón y Cajal 7, 47005 Valladolid, Spain

^d Área de Prehistoria, Department of History, Universidad de Oviedo, Calle Teniente Alfonso Martínez s/n, 33011 Oviedo, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Received 18 March 2014

Accepted 27 February 2015

Available online 24 March 2015

Keywords:

Neandertal

Humerus

Sexual dimorphism

Trait polarity

ABSTRACT

A new collection of 49,000 year old Neandertal fossil humeri from the El Sidrón cave site (Asturias, Spain) is presented. A total of 49 humeral remains were recovered, representing 10 left and 8 right humeri from adults, adolescents, and a juvenile (not included in the analyses). 3D geometric morphometric (GM) methods as well as classic anthropological variables were employed to conduct a broad comparative analysis by means of mean centroid size and shape comparisons, principal components analysis, and cluster studies. Due to the fragmentary nature of the fossils, comparisons were organized in independent analyses according to different humeral portions: distal epiphysis, diaphysis, proximal epiphysis, and the complete humerus. From a multivariate viewpoint, 3D-GM analyses revealed major differences among taxonomic groups, supporting the value of the humerus in systematic classification. Notably, the *Australopithecus anamensis* (KP-271) and *Homo ergaster* Nariokotome (KNM-WT 15000) distal humerus consistently clusters close to those of modern humans, which may imply a primitive condition for *Homo sapiens* morphology. *Australopithecus* specimens show a high degree of dispersion in the morphospace. The El Sidrón sample perfectly fits into the classic Neandertal pattern, previously described as having a relatively wide olecranon fossa, as well as thin lateral and medial distodorsal pillars. These characteristics were also typical of the Sima de los Huesos (Atapuerca) sample, African mid-Pleistocene Bodo specimen, and Lower Pleistocene TD6-Atapuerca remains and may be considered as a derived state. Finally, we hypothesize that most of the features thought to be different between Neandertals and modern humans might be associated with structural differences in the pectoral girdle and shoulder joint.

© 2015 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Introduction

The morphology of the humerus is thought to differ in numerous ways among later *Homo* species (Neandertals, modern humans, and other Pleistocene hominin groups; Yokley and Churchill, 2006; Trinkaus, 2012). Significant size and shape variations in the humerus have also been observed in Plio-Pleistocene hominins (McHenry and Corruccini, 1975; Senut, 1981; Senut and Tardieu, 1985; Lague and Jungers, 1996). When comparing modern humans and classic Neandertals, evolutionary variation has

been identified in the projection/location of the epicondyles, degree of humeral torsion, shape of the deltoid tuberosity, olecranon fossa size, and the relative size of the lateral and medial pillars, among other features (Vandermeersch and Trinkaus, 1995; Carretero et al., 1997; Yokley and Churchill, 2006). In the absence of further fossil evidence, it could be expected that the difference between these two human forms could have emerged in the evolutionary differentiation of the two human evolutionary lineages, since modern humans and Neandertals shared a recent common ancestor.

It has been proposed that Neandertal distal humerus morphology represents a derived or specialized form, and hence some traits (e.g., narrow pillars/broad olecranon fossa) have traditionally been included in the category of “Neandertal features”

* Corresponding author.

E-mail address: arosas@mncn.csic.es (A. Rosas).



Evolutionary anatomy of the Neandertal ulna and radius in the light of the new El Sidrón sample



Laura Pérez-Criado*, Antonio Rosas

Group of Paleoanthropology MNCN-CSIC, Department of Paleobiology, Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, Calle José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, Spain

ARTICLE INFO

Article history:

Received 14 July 2016

Accepted 26 January 2017

Keywords:

Homo neanderthalensis

Forearm

Trait polarity

Geometric morphometrics

ABSTRACT

This paper aims to improve our understanding of the phylogenetic trait polarity related to hominin forearm evolution, in particular those traits traditionally defined as “Neandertal features.” To this aim, twelve adult and adolescent fragmented forelimb elements (including ulnae and radii) of *Homo neanderthalensis* recovered from the site of El Sidrón (Asturias, Spain) were examined comparatively using three-dimensional geometric and traditional morphometrics. Mean centroid size and shape comparisons, principal components analysis, and phylogenetic signal analysis were undertaken. Our investigations revealed that the proximal region of the ulna discriminated best between Neandertals and modern humans, with fewer taxonomically-informative features in the distal ulna and radius. Compared to modern humans, the divergent features in the Neandertal ulna are an increase in olecranon breadth (a derived trait), lower coronoid length (primitive), and anterior orientation of the trochlear notch (primitive). In the Neandertal radius, we observe a larger neck length (primitive), medial orientation of the radial tubercle (secondarily primitive), and a curved diaphysis (secondarily primitive). Anatomically, we identified three units of evolutionary change: 1) the olecranon and its fossa, 2) the coronoid–radius neck complex, and 3) the tubercle and radial diaphysis. Based on our data, forearm evolution followed a mosaic pattern in which some features were inherited from a pre-*Homo* ancestor, others originated in some post-*ergaster* and pre-*antecessor* populations, and other characters emerged in the specific *Homo sapiens* and *H. neanderthalensis* lineages, sometimes appearing as secondarily primitive. Future investigations might consider the diverse phylogenetic origin of apomorphies while at the same time seeking to elucidate their functional meaning.

© 2017 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

It often has been assumed that many of the postcranial features that distinguish anatomically modern humans (AMH) and Neandertals correspond to specializations in Neandertals (Aiello and Dean, 1990; Vandermeersch and Trinkaus, 1995; Weaver, 2009; De Groote, 2011), with little consideration of phylogenetic polarity. The Neandertal body has been characterized as muscularly robust, with a wide trunk and shortened distal limb segments as an adaptation to cold climates (Howell, 1952; Coon, 1962; LeGros Clark, 1964; Badoux, 1965; Trinkaus, 1981; Ruff, 1991; Holliday, 1997; Churchill, 1998; Pearson, 2000; Stegmann et al., 2002; Weaver, 2003, 2009), although further detailed analyses do not

support the thermoregulatory hypothesis (Franciscus, 2003; Holton and Franciscus, 2008; Rae et al., 2011). Alternatively, high activity levels in diverse ecological environments (Sorensen and Leonard, 2001; Churchill, 2006) or simply random processes (e.g., genetic drift; Weaver et al., 2007) have been proposed as reasons for Neandertal phenotypic idiosyncrasy (Rosas et al., 2006).

The scarcity of postcranial remains predating classic early Upper Pleistocene human fossils has hindered tracing of the precedents of so-called “Neandertal features,” making it difficult to establish a proper sequence of phylogenetic polarity. A critical evaluation of some of these features proposes that many of them are, in fact, primitive characters inherited from ancestors (yet to be determined), rather than Neandertal specializations (Trinkaus, 1981, 1983, 2006; Carretero et al., 1999; De Groote, 2011; Rosas et al., 2015). Such interpretations have been supported through study of more complete samples, especially from the Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain), which has allowed the development of

* Corresponding author.

E-mail address: lperezcriado@mncn.csic.es (L. Pérez-Criado).